



IMPERIAL INSTITUTE
OF
AGRICULTURAL RESEARCH, PUSA.

GENETICS

whole group A—B—C—D. The advantage in doing so lies in the fact that, in this manner, larger numbers will be obtained than by working with more factors at the same time. Besides, F_2 's of crosses involving more than 2 or 3 factors will soon get too complicated for treating them as a whole, especially if linkage is present. Finally, conclusions will be drawn from comparison of the separate crossing-results.

Genetic literature on *Pisum* has been amply discussed by the author in a paper, published in "Bibliographia Genetica, vol. II, 1925, p. 343—476". In the present paper therefore only results of his own experiments will be stated, their connection with the results of other experimentists being discussed in "Genetic Monograph on *Pisum*" in Bib. Gen. as quoted above.

§ 2. Materials

The experiments were started with lines of the following varieties:

N ^o .	Name	Characteristics studied
P ₁	Belle de Châtenay	yellow cotyledons; little bloom ("emerald").
P ₂	Bliss Abundance	wrinkled cotyledons; late flowering.
P ₃	Haarsteegsche	smooth, green cotyledons; very early flowering; much bloom ("glaucous").
P ₄	Groote grijze Reuzenpeul	purple flower-colour; non-fasciated stem; thin membrane in the pod ("sugar pea").
P ₅	"Zuckererbse" (probably: Gelbschotige Säbel).	yellow pod-colour.
P ₆	Slierpeul	non-fasciated stem, green pod-colour, no membrane in the pod ("sugar pea").
P ₇	Pois ture	white flower-colour, fasciated stem, strong membrane in the pod ("parchmented pea").
P ₈	Krombekdoperwt	white flower-colour, curved pod, acute pod-apex.

N°.	Name	Characteristics studied
P ₉	Lathyrusbloemige Capucijner	pink flower-colour, straight pod, blunt pod-apex, strong membrane in the pod ("parchmented pea").
P ₁₀	Pois à cosse violette	purple flower-colour; violet pod-colour; strong membrane in the pod; thin pod-wall.
P ₁₁	Pois à cosse jaune	white flower-colour; yellow pod-colour; no membrane in the pod.
P ₁₂	Pois à cosse rouge	purple flower-colour; red pod-colour; straight pod; strong membrane in the pod; thin pod-wall.
P ₁₃	Zwaan en de Wiljes' Reuzenboterpeul	white flower-colour; green pod-colour; curved pod; thin membrane in the pod; thick pod-wall.

This paper deals with the results of following crosses:

N°.	Cross	Number of individuals		Number of F ₂ groups (each containing 30 plants)	Characters studied
		F ₁	F ₂		
1	P ₇ × P ₄	7	612	75	flower-colour; stem-fasciation; texture of pod.
2	P ₅ × P ₆	4	221	32	pod-colour.
3	P ₇ × P ₆	10	427	73	stem-fasciation; texture of pod.
4	P ₉ × P ₄ } P ₄ × P ₉ }	17	844	56	flower-colour; texture of pod.
5	P ₈ × P ₉ } P ₉ × P ₈ }	19	840	44	flower-colour; pod-form; pod-apex.
6	P ₂ × P ₃	8	559 (511) ¹⁾	—	cotyledon-form; flowering-time.
9	P ₁ × P ₃	11	861 (369) ²⁾	22	cotyledon-colour; bloom.

¹⁾ Only 511 plants flowered. ²⁾ Only 369 plants were studied for "bloom".

N°.	Cross	Number of individuals		Number of F_2 groups (each containing 30 plants)	Characters studied
		F_1	F_2		
10	$P_{11} \times P_{10}$	2	205	to be studied in 1925	flower-colour; pod-colour; texture of pod.
11	$P_{10} \times P_{12}$	4	231		pod-colour.
12	$P_{13} \times P_{10}$	5	417		flower-colour; pod-colour; pod-form; texture of pod; pod-wall.
13	$P_{11} \times P_{12}$	5	295		flower-colour; pod-colour; texture of pod.
14	$P_{13} \times P_{12}$	2	237		flower-colour; pod-colour; texture of pod; pod-form; pod-wall.

The complete F_2 -composition of these crosses will be stated in the appendix, p. 53. Numbers, worked with in chapter II and III have been derived from these tables.

Lack of time made it necessary to keep the research within a smaller compass than was first planned. The seed-coat-colour e.g. could not be studied, while in F_3 in most cases no segregation-numbers in the individual groups — each containing 30 plants — could be determined.

II. THE SINGLE CHARACTERS

§ 1. *Colour of the Flower*

The colours, studied in author's crosses, are purple (Groote grijze Reuzenpeul, Pois à cosse violette, Pois à cosse rouge), pink (Lathyrus-bloemige Capucijner) and white (Châtenay, Bliss Abundance, Haarsteegsche, Zuckererbse, Slierpeul, Pois turc, Krombekdoperwt, Pois à cosse jaune, Reuzenboterpeul). Besides these three colours there may occur violet and light-purple flower-colour in *Pisum*. Absence of a factor A_2 gives violet flowers, when B is present, and light-purple, when B is absent, if the groundfactor A_1 be present. (TEDIN). Apparently A_2 is present in all forms studied by the author and therefore may be omitted.

Results of crosses.

(1) *White* \times *white* (Zuckererbse \times Slierpeul, Pois turc \times Slierpeul, Bliss Abundance \times Haarsteegsche, Châtenay \times Haarsteegsche) gave exclusively white in F_1 , F_2 and F_3 , in total covering more than 5000 plants. (In the case of Bliss Abundance \times Haarsteegsche no F_3 was studied).

(2) *Purple* \times *purple* (Pois à cosse violette \times Pois à cosse rouge) yielded exclusively purple in F_1 and F_2 .

(3) *Purple* \times *white* — or reciprocal — gave following results:

Cross 1. *Pois turc* (white) \times *Groote grijze Reuzenpeul* (purple).

F_1 : purple.

F_2 : 462 purple: 150 white.

theor. expect. [(3) : (1)] ¹⁾ (459) : (153)

s ¹⁾ $\pm 10,4$

d ¹⁾ $\pm 3,0$

$F_1 \times$ *Pois turc* (white) — and reciprocal — gave 14 purple: 15 white.

theor. expect. [(1) : (1)] (14,5) : (14,5)

F_3 : a) 20 white F_2 's kept constant.

b) 55 purple F_2 's gave 39 (purple, white) ²⁾: 16 (constant purple).

theor. expect. [(2) : (1)] (36,6) : (18,3)

s $\pm 3,5$ $\pm 3,5$

d + 2,4 - 2,3

The ratio in segregating F_3 -groups — so far as determined — was 82 purple: 29 white.

theor. expect [(3) : (1)] (83,25) : (27,75)

Taking together F_2 and analogous F_3 -groups one gets the ratio

544 purple: 179 white.

theor. expect. [(3) : (1)] (542,25) : (180,75)

Cross 10. *Pois à cosse jaune* (white) \times *Pois à cosse violette* (purple).

F_1 : purple.

F_2 : 154 purple: 51 white.

theor. expect. [(3) : (1)] (153,75) : (51,25)

¹⁾ Theoretical numbers are put between brackets; s = standard deviation of expectation; d = actual deviation of expectation. When actual deviations of expectation are insignificant, no standard deviations are stated.

²⁾ abridged for: segregating into purple and white.

Cross 12. Reuzenboterpeul (white) \times Pois à cosse violette (purple).

F_1 : purple.

F_2 : 311 purple: 106 white.

theor. expect. [(3) : (1)] (312,75) : (104,25)

Cross 13. Pois à cosse jaune (white) \times Pois à cosse rouge (purple).

F_1 : purple.

F_2 : 232 purple: 63 white.

theor. expect. [(3) : (1)] (221,25) : (73,75)

s \pm 7,4

d \pm 10,75

Cross 14. Reuzenboterpeul (white) \times Pois à cosse rouge (purple).

F_1 : purple.

F_2 : 173 purple: 64 white.

theor. expect. [(3) : (1)] (177,75) : (59,25)

s \pm 6,6

d \mp 4,75

(4) *Purple* \times *pink* — and reciprocal.

Cross 4. Lathyrusbloemige Capucijner (pink) \times Groote grijze Reuzenpeul (purple) and the reciprocal cross.

F_1 : purple.

F_2 : 647 purple: 197 pink.

theor. expect. [(3) : (1)] (633) : (211)

s \pm 12,5

d \pm 14

Lath. bl. Cap. (pink) \times F_1 gave 4 purple: 3 pink.

theor. expect. [(1) : (1)] (3,5) : (3,5)

F_3 : a) 24 pink F_2 's kept constant.

b) 32 purple F_2 's gave 20 (purple, pink): 12 (const. purple).

theor. expect. [(2) : (1)] (21,3) : (10,7)

s \pm 2,6

d \mp 1,3

(5) *White* \times *pink* — and reciprocal.

Cross 5. Krombekdoperwt (white) \times Lathyrusbloemige Capucijner (pink) and the reciprocal cross.

F_1 : purple.

F_2 : 471 purple: 151 pink: 218 white.

theor. expect. [(9) : (3) : (4)] (472,5) : (157,5) : (210,0)

s \pm 14,3 \pm 11,3 \pm 12,5

d — 1,5 — 6,5 + 8,0

We may derive from this ratio:

a) coloured: colourless = 622 : 218.

theor. expect. [(3) : (1)] (630) : (210)

s \pm 12,5

d \mp 8,0

b) in the group of coloured plants there are 471 purple: 151 pink.

theor. expect. [(3) : (1)] (466,5) : (155,5)

s \pm 10,7

d \pm 4,5

$F_1 \times$ *Lath. bl. Cap. (pink)* gave 10 purple: 17 pink.

theor. expect. [(1) : (1)] (13,5) : (13,5)

s \pm 2,6

d \mp 3,5

F_2 : a) 11 white F_2 's kept constant.

b) 9 pink F_2 's gave 5 (pink, white): 4 (const. pink).

theor. expect. [(2) : (1)] (6) : (3)

s \pm 1,4

d \mp 1

c) 24 purple F_2 's gave

8 (purple, pink, white): 7 (purple, pink): 5 (purple, white): 4 (const. purple)

theor. expect. [(4):(2):(2):(1)]

(10,6)	: (5,3)	: (5,3)	: (2,6)
s \pm 2,4	\pm 2,0	\pm 2,0	\pm 1,5
d $-$ 2,6	$+$ 1,7	$-$ 0,3	$+$ 1,4

Conclusions and interpretation.

From the foregoing data we may conclude that there exists a monofactorial difference both between purple and white and between purple and pink, the difference between pink and white being bifactorial. These data can be interpreted by assuming the action of the factors A_1 and B , A_1 in itself giving pink, and B , in the presence of A_1 , giving purple, in itself inactive. Hence purple is, A_1A_1BB , pink A_1A_1bb and white a_1a_1BB . Theoretically spoken there may also be whites, to be symbolized by a_1a_1bb , but the varieties which can be symbolized, as a result of crossing, viz. *Pois turc*, *Pois à cosse jaune*, *Reuzenboterpeul*, are a_1a_1BB . So they hold the B -factor cryptomerically.

§ 2. *Cotyledon-colour*

In cross 9 — Châtenay (yellow cotyledons) \times Haarsteegsche (green cotyledons) — the cotyledon-colour was studied. Following results were obtained.

F_1 -seed generation: yellow.

F_2 -seed generation: 665 yellow: 196 green.

theor. expect. [(3) : (1)] (645,75) : (215,25)

s $\pm 12,7$

d $\pm 19,25$

$F_1 \times$ Châtenay (yellow) gave 17 yellows only.

F_2 -seed generation: a) 122 green F_2 's kept constant.

b) 249 yellow F_2 -seeds yielded 237 plants of which
159 gave yellow and green, 78 being const.

theor. expect. [(2) : (1)] (158) : (79)

The segregating F_2 's gave 440 yellow: 169 green.

theor. expect. [(3) : (1)] (456,75) : (152,25)

s $\pm 10,6$

d $\mp 16,75$

Taking together F_2 and analogous F_3 's we get the numbers:

1105 yellow: 365 green.

theor. expect. [(3) : (1)] (1102,5) : (367,5)

s $\pm 16,3$

d $\pm 2,5$

In this cross we find an example of Mendel's classic monofactorial segregation which is due to the factor *I*. Hence *II* symbolizes yellow, *ii* green.

§ 3. *Cotyledon-form*

The cotyledon-form — seed-surface-form —, whether smooth or wrinkled, was studied in cross 6, Bliss Abundance (wrinkled) \times Haarsteegsche (smooth), with the following results:

F_1 -seed-generation: smooth.

F_2 -seed-generation: 405 smooth: 154 wrinkled.

theor. expect. [(3) : (1)] (419,25) : (139,75)

s $\pm 10,2$

d $\mp 14,25$

F₃-seed-generation:

a) 126 wrinkled F_2 's kept constant.

b) 342 smooth F_2 's gave 223 (smooth, wrinkled): 119 (const. smooth).

theor. expect. [(2) : (1)] (228) : (114)

s \pm 8,7

d \mp 5,0

This monofactorial difference, being — like cotyledon-colour — one of Mendel's classic crosses, is due to the factor *R*, *RR* standing for smooth, *rr* for wrinkled.

§ 4. *Stem-form*

The *Pois turc*-variety — probably identical with *Pois couronné*, *Mummy pea*, *Crown pea* — is distinguished from most other varieties in having a fasciated stem, the inflorescence being umbellate and the flowers not standing axillary. Fasciated stem and umbellate flowers always go together.

As to the genetics of this form the following particulars may be mentioned.

Cross 1. *Pois turc* (fasciated) \times *Groote grijze Reuzenpeul* (normal).

F_1 : normal.

F_2 : 439 normal: 173 fasciated.

theor. expect. [(3) : (1)] (459) : (153)

s \pm 10,4

d \mp 20

$F_1 \times$ *Pois turc* (fasc.): 18 normal: 11 fasciated.

theor. expect. [(1) : (1)] (14,5) : (14,5)

s \pm 2,6

d \pm 3,5

F_3 :

a) 19 fasciated F_2 's kept constant.

b) 56 normal F_2 's gave 40 (normal, fasciated): 16 (const. normal).

theor. expect. [(2) : (1)] (37,3) : (18,6)

s \pm 3,5 \pm 3,5

d + 2,7 — 2,6

Cross 3. *Pois turc* (fasciated) \times *Slierpeul* (normal).

F_1 : normal.

F_2 :	320 normal: 107 fasciated.
theor. expect. [(3) : (1)] (320,25):	(106,75)
$F_1 \times \textit{Slierpeul}$:	2 normal: 0 fasciated.
theor. expect. [(∞) : (0)] (2)	: (0)
$F_1 \times \textit{Pois turc}$:	5 normal: 8 fasciated.
theor. expect. [(1) : (1)] (6,5)	: (6,5)
s	$\pm 1,8$
d	$\mp 1,5$

F_3 :

- a) 7 fasciated F_2 's kept constant.
 b) 66 normal F_2 's gave 47 (normal, fasciated): 19 (const. normal).
 theor. expect. [(2) : (1)] (44) : (22)
 s $\pm 3,8$
 d $\pm 3,0$

These results point to the assumption of the factor \underline{Fa} . Normal stem, axillary flowers may be represented by $\underline{Fa} \underline{Fa}$, fasciated stem, umbellate inflorescence by $\underline{fa} \underline{fa}$.

In F_2 of both crosses some normal plants were observed being characterized by a remarkably luxuriant growth. As it was supposed that they might be heterozygous, their progeny was grown next year. Out of 3 such plants of cross 1, 2 appeared to be heterozygous, the other one, however, was not; 6 such plants of cross 3 were all heterozygous. So we cannot conclude to a general rule, as also F_2 -plants, showing no luxuriant growth at all, were sometimes heterozygous.

Furthermore it was found that slightly fasciated F_2 's sometimes gave F_3 -progenies being fasciated to a high degree. The degree of fasciation seems to be highly modifiable, though, in author's experiments, fasciated forms were always distinctly distinguishable from normal ones.

Sometimes plants were found in "normal" lines showing slight fasciation extending only to one of the internodes. This kind of fasciation was not inheritable and therefore must be considered as a modification.

In root-tips of *Pois turc* a cytological investigation was made. The normal diploid chromosome-number of 14 could be ascertained, but from another point of view this research is worth mentioning. In most nuclear plates namely, some chromosomes showed a clavate tumefaction, in other cases a distinct partial fission being observable. Fig. 1

shows a nuclear plate with an abnormal chromosome; in fig. 2 some abnormal chromosomes are pictured.

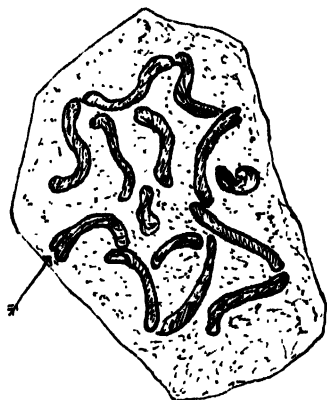


Fig. 1. Nuclear plate of *Pisum-turc-root-tip* with an abnormal chromosome.

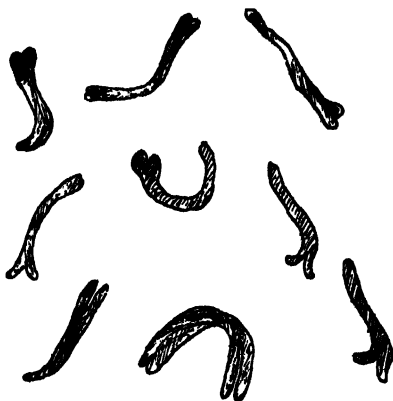


Fig. 2. Some abnormal chromosomes in *Pisum-turc-root-tips*.

No conclusions are made as to the significance of this phenomenon; though it seems to be sufficiently interesting for stating it here. It is highly improbable that the normal longitudinal division of the chromosomes in the metaphase has been observed, because in most nuclear plates some abnormal chromosomes were found at the same time.

§ 5. *Bloom*

Most *Pisum*-varieties possess a wax-like covering on nearly all vegetative parts. They are called "glaucous" as opposed to the "emeralds", which lack bloom. Before dealing with crossing-results it must be remarked that some emerald types possess very little bloom, a fact, that becomes conspicuous when they are young. Other emeralds, on the other hand, don't possess any bloom at all. As this observation was made in consequence of the F_2 of the cross emerald \times glaucous we shall firstly treat this cross and afterwards enter into discussion about the consequences of the occurrence of two emerald types.

Cross 9. Châtenay (emerald) \times Haarsteegsche (glaucous).

F_1 : glaucous.

F_2 ; Some difficulty was met with in classifying 10 F_2 -plants whether

glaucous or emerald. 30 seeds of each plant were gathered and sown in September of same year immediately after harvest. The progenies of the 10 doubtful F_2 -plants enabled me to classify the F_3 -plants themselves without any difficulty.

Following F_2 -ratio was obtained: 277 glaucous: 92 emerald.

theor. expect. [(3) : (1)] (276,75) : (92,25)

$F_1 \times \text{Châtenay (emerald)}$: 10 glaucous: 7 emerald.

theor. expect. [(1) : (1)] (8,5) : (8,5)

s \pm 2,0

d \pm 1,5

F_3 :

a) 5 emerald F_2 's kept constant.

b) 17 glaucous F_2 's gave 10 (glaucous, emerald): 7 (const. glaucous).

theor. expect. [(2) : (1)] (11,3) : (5,6)

s \pm 3,7

d \mp 1,3

The segregating F_3 -groups gave 168 glaucous: 55 emerald.

theor. expect. [(3) : (1)] (167,25) : (55,75)

Taking together F_2 and analogous F_3 -groups we get:

445 glaucous: 147 emerald.

theor. expect. [(3) : (1)] (444) : (148)

As already stated above, close observation in F_2 showed that no plants were found being absolutely wax-free. There was, however, a distinct limit between the plants with "much" bloom and those with "little" bloom, the former being glaucous, the latter emerald. Hence the monofactorial difference, found between glaucous and emerald, refers to the difference between much bloom and little bloom.

VILMORIN, however, has stated that a bifactorial difference between glaucous and emerald, as also between two emeralds may occur. After crossing two emeralds — Emereva \times Johnson's British Empire and Emereva \times Pois à brochettes — he found F_1 to be glaucous and in F_2 a (9) : (7) segregation could be secured.

After having obtained the results (to be stated when treating the character of pod-texture) I supposed that there might be a phaenotypical difference between the two emeralds that yield glaucous, when mutually crossed. Through the kindness of Mr. A. MEUNISSIER, Verrières-le-Buisson, I obtained some seeds of the varieties, used by VILMORIN. In 1923 they were sown and then it appeared that Emereva,

indeed, possessed little bloom, Johnson's British Empire and Pois à brochettes being absolutely without. As this is in agreement with expectation we can assume following action of the bloom-factors \underline{Bl} and \underline{W} :

\underline{Bl} : groundfactor for bloom, in itself giving little bloom.

\underline{W} : together with \underline{Bl} produces much bloom (glaucous), in itself inactive.

Hence:

$\underline{Bl} \underline{Bl} \underline{WW}$: much bloom, "glaucous"

$\underline{\bar{Bl}} \underline{\bar{Bl}} \underline{ww}$: little bloom

$\underline{\bar{bl}} \underline{\bar{bl}} \underline{WW}$ } : no bloom } „emerald"

$\underline{\bar{bl}} \underline{\bar{bl}} \underline{ww}$

Further confirmation of this theory will be obtained in analyzing the (9) : (7) segregation in F_2 of $\underline{Bl} \underline{Bl} \underline{ww} \times \underline{bl} \underline{bl} \underline{WW}$ into a (9) : (3) : (4) segregation, the (3) having little bloom, the (4) being absolutely without.

The monofactorial difference found in the case of Châtenay \times Haarsteegsche is due to the factor \underline{W} ; Châtenay may be represented by $\underline{Bl} \underline{Bl} \underline{ww}$, Haarsteegsche by $\underline{Bl} \underline{Bl} \underline{WW}$.

§ 6. Time of Flowering

Flowering-time in peas may be recorded in several ways. In the first place the date of opening of the first flower offers a relatively practical value of comparison. This characteristic, though rather constant in pure lines, may be modified by weather-conditions to a considerable degree. In the second place we can denote the number of the node from which the first flower appears ("node-number"). The node-number is, in pure lines, a well-fixed characteristic.

The flowering-time, recorded both as date of opening of the first flower and as node-number was studied in next cross.

Cross 6. Bliss Abundance (late flowering) \times Haarsteegsche (early flowering).

For a better comparison, F_2 , a new F_1 and the parental lines were grown side by side. We shall firstly deal with the date of opening of the first flower and secondly with the node-number.

A. Flowering-date.

In F_2 a continuous series was found as to flowering-time ranging from $\frac{22}{5}$ up to $\frac{7}{6}$ (and one plant : $\frac{10}{6}$). The early parental line flowered $\frac{22}{5}$ — $\frac{24}{5}$, the late one $\frac{3}{6}$ — $\frac{4}{6}$. F_1 flowered — in the same year —

$\frac{28}{8} - \frac{2}{8}$ and consequently was intermediate inclining towards late.

The F_2 -individuals starting their flowering in the same period as did F_1 were reckoned to be "intermediate"; those flowering before were deemed "early" and the plants blossoming afterwards were called "late". Next figures were obtained in this manner:

	120 early: 292 intermediate: 99 late.		
theor. expect. [(4) : (9) : (3)]	(128)	: (288)	: (96)
s	$\pm 9,8$	$\pm 11,2$	$\pm 8,8$
d	- 8	+ 4	+ 3

Interpretation. The actual figures tallying well with a (4) : (9) : (3) expectation we can assume the action of two factors, $I\bar{f}'$ and $L\bar{f}'$:

$I\bar{f}'$: intermediate flowering as opposed to $i\bar{f}'$: early flowering.

$L\bar{f}'$: retards flowering-time, produced by $\bar{I}\bar{f}'$; in itself inactive.

The early parent is $\bar{i}\bar{f}' \bar{i}\bar{f}' \bar{l}\bar{f}' \bar{l}\bar{f}'$ and the late one is $\bar{I}\bar{f}' \bar{I}\bar{f}' \bar{L}\bar{f}' \bar{L}\bar{f}'$. In F_2 we get following types:

(1) $\bar{I}\bar{f}' \bar{I}\bar{f}' \bar{L}\bar{f}' \bar{L}\bar{f}'$	} late.
(2) $\bar{I}\bar{f}' \bar{I}\bar{f}' \bar{L}\bar{f}' \bar{l}\bar{f}'$	
(1) $\bar{I}\bar{f}' \bar{I}\bar{f}' \bar{l}\bar{f}' \bar{l}\bar{f}'$	} intermediate.
(2) $\bar{I}\bar{f}' \bar{i}\bar{f}' \bar{L}\bar{f}' \bar{L}\bar{f}'$	
(4) $\bar{I}\bar{f}' \bar{i}\bar{f}' \bar{L}\bar{f}' \bar{l}\bar{f}'$	
(2) $\bar{I}\bar{f}' \bar{i}\bar{f}' \bar{l}\bar{f}' \bar{l}\bar{f}'$	
(1) $\bar{i}\bar{f}' \bar{i}\bar{f}' \bar{L}\bar{f}' \bar{L}\bar{f}'$	} early.
(2) $\bar{i}\bar{f}' \bar{i}\bar{f}' \bar{L}\bar{f}' \bar{l}\bar{f}'$	
(1) $\bar{i}\bar{f}' \bar{i}\bar{f}' \bar{l}\bar{f}' \bar{l}\bar{f}'$	

B. Node-number.

As in the case of flowering-date a continuous series was found in F_2 with regard to the node-number, ranging from node 6 up to node 16. The early parental line flowered from the 6th — 10th node, as a rule the node-number was 9 or 10; the late parental line flowered from 11th — 14th node, as a rule from the 12th or 13th. In F_1 the node-number was 11 — 13, showing incomplete dominance of high over low.

The F_2 material was treated in the same way as was done with regard to flowering-date. The following ratio was obtained:

138 low node-number: 274 intermediate n.n.: 99 high nn..

theor. expect.

[(4) : (5) : (3)]	(128)	(288)	(96)
s	$\pm 9,8$	$\pm 11,2$	$\pm 8,8$
d	+ 10	- 14	+ 3

Interpretation. We can assume two factors for node-number, \underline{Sn}_1 and \underline{Sn}_2 with a similar action as \underline{If}' and \underline{Lf}' , namely:

\underline{Sn}_1 : intermediate value as opposed to \underline{sn}_1 : low value.

\underline{Sn}_2 : increases the value, caused by \underline{Sn}_1 ; in itself inactive.

The low node-number parent is $\underline{sn}_1 \underline{sn}_1 \underline{sn}_2 \underline{sn}_2$, the high node-number one is $\underline{Sn}_1 \underline{Sn}_1 \underline{Sn}_2 \underline{Sn}_2$; in F_2 similar types as in the case of flowering-date are obtained.

Discussion of results.

In F_2 a remarkably great variation occurred. With respect to both flowering-date and node-number, surpassing of the late (high node-number) parent was found. Although a similar great variation in F_2 was found by most investigators studying the same characters, the author called in question the pureness of its parents.

For this reason no F_3 was grown, but a line-selection in the parents was started in order to study the variability of the characteristics discussed here. No conclusions can be stated as yet, the selection having been pursued for only two years.

As to the factorial hypotheses, it is a striking fact that in both cases the actual ratio tallies rather well with a (4) : (9) : (3) expectation. And although no absolute certainty can be obtained without growing an F_3 -generation, the above stated hypotheses are very attractive, but need further confirmation.

Meanwhile, some more striking results may be derived from the F_2 -generation, to be discussed now.

C. Relation of flowering-date and node-number.

The existence of some relation or other between flowering-date and node-number is a self-evident fact. Many authors have pointed out the correlation of these characteristics in pure varieties; the later the flowering-date, the lower the node-number. However, nothing is known about the genetical basis of this correlation.

From the F_2 of the cross in question some conclusions may be drawn with regard to this correlation.

In the first place the correlation-coefficient between flowering-date and node-number in the F_2 -material was found to be $0,553 \pm 0,030$ and thus proved to be rather considerable.

In the second place we can treat the F_2 -material in the following way:

As to flowering-date we have a monofactorial difference between

early and intermediate + late — actual numbers being 120 : 391 — due to the factor $I\bar{f}'$.

In the same way we find a monofactorial difference between low node-number and intermediate + high node-number — actual numbers being 138 : 373 — due to the factor $S\bar{n}_1$.

With regard to $I\bar{f}'$ and $S\bar{n}_1$ at the same time we have:
(late + int.), high node-number: (late + int.), low node-n.: early, high n.n.: early, low n.n. =

	= 326 :	65 :	47 :	73
theor. expect. assuming 3:1 linkage	(328):	(56):	(56):	(72)
	s ± 10,8	± 5,3	± 5,3	± 7,8
	d — 2	+ 9	— 9	+ 1

This case of linkage throws some light upon the relation of flowering-date and node-number. However, the linkage not being absolute, true-breeding early-flowering types with high node-number must occur, as also late-flowering types with low node-number. This can only be secured in F_3 and no F_3 being grown yet, we cannot for the present draw definite conclusions.

The relation of $L\bar{f}'$ and $S\bar{n}_2$ is not to be established from the present data. Considering the parallelism between flowering-date and node-number, as also the similar action of $L\bar{f}'$ and $S\bar{n}_2$, identity of these two factors must not be considered as being impossible.

One might also assume identity of $I\bar{f}'$ and $S\bar{n}_1$, ascribing the occurrence of early flowering, high node-number F_2 's, just as late flowering, low node-number F_2 's, to modification. This, again, can only be proved by growing a third generation, but two facts speak against this hypothesis:

- 1st the rather close agreement of actual numbers and theoretical ones in the assumption of linkage.
- 2nd the more pronounced dominance of node-number as opposed to the more intermediate flowering-date.

§ 7. Pod-colour

The colours of the pod — when unripe — as studied by the author are: violet (or purple), red, green and yellow.

Violet and red are very modifiable and may appear in spots or stripes instead of covering the whole pod-surface. The parts of the pod that are not violet will be green and those that are not red will be

yellow. Violet covers green and red covers yellow. The ovary of genotypically red plants is always yellow; the ovary of genotypically violet plants may be green. Violet develops itself sooner than red.

The modifiability of violet and red is found both in pure lines and in crosses. It is not known as yet whether heterozygotes are more modifiable than homozygotes. Probably the F_3 , to be studied in 1925, will throw some light on this question. When, in F_3 , a plant showed only a slightly violet or red colour, it was nevertheless classified as "violet", respectively "red".

Total absence of violet gives green; total absence of red gives yellow. It is probable, however, that genotypically violet or red plants will in any case develop some colour, though occasionally restricted to some small spots, a phenomenon we can call — after LOCK — "ghost marbling."

The violet and red varieties used in author's experiments were purple-flowered. In F_2 no white-flowering plants were found bearing violet or red pods. Green or yellow-podded forms may bear coloured or white flowers.

The green colour is the one that occurs in most varieties.

The yellow colour, used in author's experiments, was already found in the ovary, and therefore easily distinguished from green.

Since the flower, whether coloured or white, influences to some degree the pod-colour, whether violet or green or whether red or yellow, we shall when discussing the crosses, in some cases, also mention the flower-colour.

Results of crossings.

(1) *Green* \times *yellow*.

Cross 2. Zuckererbse [yellow pod, (white fl.)] \times *Slierpeul* [green pod, (white fl.)]:

F_1 : green.

F_2 : 163 green: 58 yellow.

theor. expect. [(3) : (1)] (165,75) : (55,25)

s \pm 6,4

d \mp 2,75

$F_1 \times \textit{Zuckererbse}$ (yellow) gave 6 green: 8 yellow.

theor. expect. [(1) : (1)] (7) : (7)

s \pm 1,8

d \mp 1,0

F_3 :

a) 8 yellow-podded F_2 's kept constant.

b) 24 green-podded F_2 's gave 15 (green, yellow) : 9 (const. green).

theor. expect. [(2) : (1)] (16) : (8)

s \pm 2,3

d \mp 1,0

(2) *Violet* \times *red*.

Cross 11. Pois à cosse violette [violet pod, (purple fl.)] \times Pois à cosse rouge [red pod, (purple fl.)].

F_1 : violet.

F_2 : 172 violet: 56 red: 3 green. The 3 green plants are unexpected here; possibly they are modified violets. Their nature will be tested in F_3 . Considering only the violet and red plants, segregation has been a monofactorial one, the theoretical expectation being (171) : (57).

(3) *Violet* \times *green*.

Cross 12. Reuzenboterpeul [green pod, (white fl.)] \times Pois à cosse violette [violet pod, (purple fl.)].

F_1 : violet.

F_2 : 257 violet: 160 green.

theor. expect. [(9) : (7)] (234) : (182)

s \pm 10,1 \pm 10,1

d + 23,0 - 22,0

There is a rather considerable deviation, but it is less than three times the standard error.

All violet-podded F_2 's were purple-flowered.

(4) *Red* \times *yellow*.

Cross 13. Pois à cosse jaune [yellow pod, (white fl.)] \times Pois à cosse rouge [red pod, (purple fl.)].

F_1 : red.

F_2 : 163 red: 132 yellow.

theor. expect. [(9) : (7)] (165,6) : (128,8)

s \pm 8,5 \pm 8,5

d - 2,6 + 3,2

All red-podded F_2 's were purple-flowered.

(5) *Violet* \times *yellow*.

Cross 10. Pois à cosse jaune [yellow pod, (white fl.)] \times Pois à cosse violette [violet pod, (purple fl.)].

F_1 : violet.

F_2 : 89 violet: 72 green: 21 red: 23 yellow.

theor. expect.

$$[(27) : (21) : (9) : (7)] (86,4) : (67,2) : (28,2) : (22,4)$$

$$s \pm 7,0 \quad \pm 6,2 \quad \pm 4,0 \quad \pm 3,5$$

$$d + 2,6 \quad + 4,8 \quad - 7,2 \quad + 0,6$$

All violet- and red-podded F_2 's were purple-flowered.

From the F_2 following 3 : 1-ratios can be derived:

a) (violet + green) : (red + yellow) = 161 : 44

theor. expect. [(3) : (1)] 153,75 : (51,25)

$$s \pm 6,1$$

$$d \pm 7,25$$

b) green : yellow = 72 : 23

theor. expect. [(3) : (1)] (71,25) : (23,75)

c) violet : red = 89 : 21

theor. expect. [(3) : (1)] (82,5) : (27,5)

$$s \pm 4,5$$

$$d \pm 6,5$$

(6) *Green* \times *red*.

Cross 14. Reuzenboterpeul [green pod, (white fl.)] \times Pois à cosse rouge [red pod, (purple fl.)].

F_1 : violet.

F_2 : 83 violet: 81 green: 43 red: 30 yellow.

theor. expect.

$$[(27) : (21) : (9) : (7)] (99,9) : (77,7) : (33,3) : (25,9)$$

$$s \pm 7,5 \quad \pm 7,2 \quad \pm 5,3 \quad \pm 4,8$$

$$d - 16,9 \quad + 3,3 \quad + 9,7 \quad + 4,1$$

The deviations in the violet and in the red class are considerable, but don't surpass three times the standard error.

All violet- and red-podded plants were purple-flowered.

From the F_2 we can derive following 3 : 1-ratios:

a) (violet + green) : (red + yellow) = 164 : 73

theor. expect. [(3) : (1)] = (177,75) : (59,25)

$$s \pm 6,6$$

$$d \mp 13,75$$

b) green : yellow = 81 : 30

theor. expect. [(3) : (1)] (83,25) : (27,75)

$$s \pm 4,5$$

$$d \mp 2,25$$

c) violet : red =	83	:	43
theor. expect. [(3) : (1)]	(94,5)	:	(31,5)
s	±		4,4
d	∓		11,5

Summary.

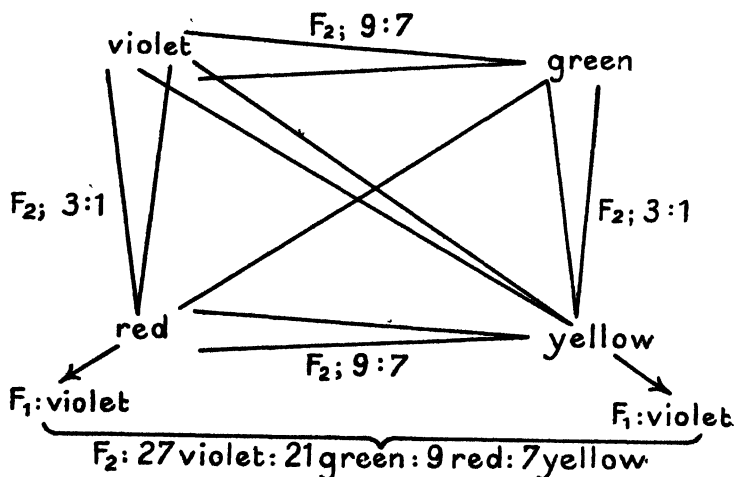
Before entering into an interpretation of the crossing-results we had better first summarize the foregoing data.

Both green \times yellow and violet \times red show a monofactorial difference, green respectively violet being dominant.

Both violet \times green and red \times yellow show a bifactorial difference, violet respectively red dominating.

Both violet \times yellow and green \times red give violet in F_1 in and F_2 show a trifactorial segregation from which monofactorial differences can be derived as to (violet + green) : (red + yellow), green : yellow, and violet : red.

This may be represented in the following scheme, > meaning dominant over.



Interpretation.

The crossing-results may be interpreted by assuming the action of 3 factors, viz. A_1 , Gp and P_1 :

A_1 : the groundfactor for flower-colour — cf. p. 8 —, being at the same time groundfactor for red or violet pod-colour. In the absence of A_1 the pod-colour may be either green or yellow.

Gp : without P_1 and/or without A_1 gives green pod-colour; gp without P_1 and/or without A_1 gives yellow pod-colour.

P_1 : together with A_1 and with Gp yields violet; together with A_1 and without Gp gives red. In the absence of A_1 , P_1 is inactive.

Hence the parental types used in crosses are:

$A_1A_1 GpGp P_1P_1$: violet (coloured flower).

$A_1A_1 gp gp P_1P_1$: red (coloured flower).

$a_1 a_1 GpGp p_1p_1$: green (white flower).

$a_1 a_1 gp gp p_1p_1$: yellow (white flower).

All crossing-results are in full agreement with this hypothesis. Besides the 4 types mentioned 2 other types of green and 2 other types of yellow are possible, viz.:

$A_1A_1 GpGp p_1p_1$: green (coloured flower).

$a_1 a_1 GpGp P_1P_1$: green (white flower).

$A_1A_1 gp gp p_1p_1$: yellow (coloured flower).

$a_1 a_1 gp gp P_1P_1$: yellow (white flower).

So there is only one genotype: coloured flower, green pod, just as: coloured flower, yellow pod, but there are two genotypes: white flower green pod, just as white flower, yellow pod, in both cases differing in the presence or absence of P_1 .

Some remarkable features are to be mentioned still. When comparing the crosses violet \times red ($A_1A_1 GpGp P_1P_1 \times A_1A_1 gp gp P_1P_1$) and green \times yellow ($a_1a_1 GpGp p_1p_1 \times a_1a_1 gp gp p_1p_1$) we see that in either case the monofactorial difference is caused by presence or absence of Gp . Phenotypically the two segregations are different (due to the presence — in the first mentioned cross —, or absence — in the second mentioned cross — of A_1 and P_1).

So genotypically the two segregations are identical, as also in the crosses violet \times green ($A_1A_1 GpGp P_1P_1 \times a_1a_1 GpGp p_1p_1$) and red \times yellow ($A_1A_1 gp gp P_1P_1 \times a_1a_1 gp gp p_1p_1$).

§ 8. Pod-form

Straight pod-form was studied as opposed to curved (i.e. the dorsal suture of the pod forms the innerside of the curvature).

Further blunt pod-apex as opposed to acute was involved in one of the crosses.

Curvature of pod is rather modifiable. By comparing mature pods

with the parental types, an F_2 -classification was made. Blunt pod-apex was in all cases clearly distinct from acute.

In crossing straight \times curved, F_1 showed incomplete dominance of straight. In cross 5 I tried to separate the heterozygous F_2 's from the homozygous ones, which, in some cases, was easily done; in other cases, however, doubtful plants were found. A classification into curved types and straight + straight-to-intermediate types could be neatly made. Following results were stated.

Results of crosses.

(1) *Straight \times curved* — or reciprocal.

Cross 5. *Krombekdoperwt* (curved) \times *Lathyrusbloemige Capucijner* (straight) and reciprocal.

F_1 : intermediate to straight.

F_2 : 170 straight : 477 intermediate : 193 curved.

theor. expect.

[(1) : (2) : (1)] (210) : (420) : (210)

or: 647 straight + intermediate : 193 curved.

theor. expect. [(3) : (1)] (630) : (210)

s \pm 12,5

d \pm 17,0

$F_1 \times$ *Lathyrusbloemige Capucijner* (straight) gave:

10 straight : 17 intermediate.

theor. expect. [(1) : (1)] (13,5) : (13,5)

s \pm 2,6

d \mp 3,5

F_3 : a) 11 straight F_2 's kept constant.

b) 23 doubtless intermediate F_2 's segregated into straight, intermediate and curved.

c) 10 curved F_2 's kept constant.

Cross 12. *Reuzenboterpeul* (curved) \times *Pois à cosse violette* (straight).

F_1 : intermediate to straight.

F_2 : 328 straight + intermediate : 89 curved.

theor. expect. [(3) : (1)] (312,75) : (104,25)

s \pm 8,8

d \pm 15,25

Cross 14. Reuzenboterpeul (curved) \times Pois à cosse rouge (straight)

F_1 : intermediate to straight.

F_2 : 181 straight + intermediate: 56 curved.

theor. expect. [(3) : (1)] (177,75) : 59,25

$s \pm 6,6$

$d \pm 3,25$

(2) *Blunt apex* \times *acute apex* — or reciprocal.

Cross 5. Krombekdoperwt (acute) \times Lathyrusbloemige Capucijner (blunt) and reciprocal.

F_1 : blunt.

F_2 : 621 blunt: 219 acute.

theor. expect. [(3) : (1)] (630) : (210)

$s \pm 12,5$

$d \mp 9,0$

$F_1 \times$ Lathyrusbloemige Capucijner (blunt) gave:

27 blunt: 0 acute.

theor. expect. [(∞) : (0)] (27) : (0)

F_3 :

a) 10 acute F_2 's kept constant.

b) 34 blunt F_2 's gave 21 (blunt, acute): 13 (const. blunt).

theor. expect. [(2) : (1)] (22,6) : (11,3)

$s \pm 2,7$ $\pm 2,7$

$d - 1,6$ $+ 1,7$

Conclusion.

From the foregoing data we may conclude to the existence of following 2 factors:

\underline{Cp} : straight pod as opposed to \underline{cp} : curved pod. Dominance of \underline{Cp} over \underline{cp} is incomplete.

\underline{Bt} : blunt pod-apex as opposed to \underline{bt} : acute apex.

§ 9. Texture of pod

Most *Pisum*-varieties possess a parchmented membrane on the inner side of the pod-wall which makes the pod inflated, when ripe. Some varieties lack the membrane which circumstance makes the whole pod edible, when unripe, and gives it a constricted form, when

ripe. The membranous peas are called "parchmented peas" or "shelling peas" as opposed to the "sugar peas" which lack the parchment.

When observing closely the F_2 -individuals of some crosses between parchmented peas and sugar peas I found among the peas that outwardly looked like sugar peas forms with a very thin membrane and others without any. Indeed, when studying the parental lines there appeared to exist two distinctly different constant types of sugar peas as mentioned above. So phaenotypically three types must be distinguished, viz. parchmented peas with a strong membrane, sugar peas with a thin membrane and sugar peas without any membrane. In dealing with the crossing-results we shall only speak of: strong-, thin- and no-membrane.

Results of crossings.

(1) *Strong* \times *strong*.

The crosses: Krombekdoperwt \times Lathyrusbloemige Capucijner, Bliss Abundance \times Haarsteegsche, Châtenay \times Haarsteegsche, Pois à cosse violette \times Pois à cosse rouge, — all of them parchmented peas — gave only strong membrane in F_1 , F_2 and F_3 in the first three crosses, in F_1 and F_2 in the last mentioned cross; the total number of individuals studied in these crosses amounted to more than 3900.

(2) *Strong* \times *thin*.

Cross 1. *Pois turc* (strong) \times *Groote grijze Reuzenpeul* (thin).

F_1 : strong.

F_2 : 481 strong: 131 thin.

theor. expect. [(3) : (1)] (459) : (153)

s \pm 10,4

d \pm 22,0

$F_1 \times$ *Pois turc* (strong) and reciprocal gave:

29 strong: 0 thin.

theor. expect. [(∞) : (0)] (29) : (0)

F_3 :

a) 19 thin F_3 's kept constant.

b) 56 strong F_3 's gave 36 (strong, thin): 20 (constant strong).

theor. expect. [(2) : (1)] (37,3) : (18,6)

s \pm 3,5 \pm 3,5

d $-$ 1,3 $+$ 1,4

Cross 4. *Lathyrusbloemige Capucijner* (strong) \times *Groote grijze Reuzenpeul* (thin) and reciprocal.

F_1 : strong.

F_2 : 647 strong: 197 thin.

theor. expect. [(3) : (1)] (633) : (211)

s \pm 12,5

d \pm 14,0

$F_1 \times$ *Lathyrusbloemige Capucijner* (strong) gave:

7 strong: 0 thin.

theor. expect. [(∞) : (0)] (7) : (0)

F_3 :

a) 10 thin F_2 's kept constant.

b) 46 strong F_2 's gave 30 (strong, thin): 16 (constant strong).

theor. expect. [(2) : (1)] (30,6) : (15,3)

s \pm 3,2 \pm 3,2

d $-$ 0,6 $+$ 0,7

Cross 12. *Reuzenboterpeul* (thin) \times *Pois à cosse violette* (strong).

F_1 : strong.

F_2 : 332 strong: 85 thin.

theor. expect. [(3) : (1)] (312,75) : (104,25)

s \pm 8,8

d \pm 19,25

Cross 14. *Reuzenboterpeul* (thin) \times *Pois à cosse rouge* (strong).

F_1 : strong.

F_2 : 184 strong: 53 thin.

theor. expect. [(3) : (1)] (177,75) : (59,25)

s \pm 6,6

d \pm 6,25

When comparing all the crosses: strong \times thin, we see the remarkable fact of too many strongs occurring in every case. However, the deviations from theoretical expectation don't surpass, in any case, three times the standard error.

(3) *Strong \times no membrane.*

Cross 10. *Pois à cosse jaune* (no membrane) \times *Pois à cosse violette* (strong).

F_1 : strong.

F_2 : 157 strong: 48 no membrane.

theor. expect. [(3) : (1)] (153,75) : (51,25)

s \pm 6,1

d \pm 3,25

Cross 13. Pois à cosse jaune (no membrane) \times Pois à cosse rouge (strong).

F_1 : strong.

F_2 : 231 strong: 64 no membrane.

theor. expect. [(3) : (1)] (221,25) : (73,75)

s \pm 7,4

d \pm 9,75

These two crosses 10 and 13 show a monofactorial segregation. In the following case, however, a bifactorial one was secured.

Cross 3. Pois turc (strong) \times Slierpeul (no membrane).

F_1 : strong.

F_2 : 255 strong: 73 thin: 99 no membrane.

theor. expect.

[(9) : (3) : (4)] (240,1) : (79,4) : (106,7)

s \pm 10,1 \pm 8,0 \pm 8,9

d + 14,9 - 6,4 - 7,7

Pois turc (strong) $\times F_1$ gave:

13 strong: 0 thin: 0 no membrane.

theor. expect.

[(∞) : (0) : (0)] (13) : (0) : (0)

Slierpeul (no membrane) $\times F_1$ gave:

0 strong: 0 thin: 2 no membrane.

theor. expect.

[(1) : (1) : (2)] (0,5) : (0,5) : (1)

These numbers, of course, are far too small to have any significance and are only mentioned for completeness' sake.

F_3 :

a) 11 F_2 's without a membrane kept constant.

b) 23 F_2 's with thin membrane gave nothing but "sugar peas"; lack of time prevented me from making a classification into thin membranous and no-membranous types.

c) 39 F_2 's with strong membrane gave 3 constant strong-membranous groups and 36 segregating groups. Two types of segregat-

ing groups could be easily distinguished, viz. such as showed about equal numbers parchmented and non-parchmented pods, apparently segregating according to a 9 : 7-scheme, and such as showed a far greater number of parchmented pods, apparently segregating according to a 3 : 1-scheme.

Following numbers could be obtained:

39 strong F_2 's gave 15 (segr. acc. to 9:7) : 21 (segr. acc. to 3:1) : 3 (const. strong).
theor. expect.

$[(14):(4):(1)]$	$(17,3)$	$:(17,3)$	$:(4,3)$
$s \pm 3,1$	$\pm 3,1$	$\pm 3,1$	$\pm 1,9$
$d - 2,3$	$+ 3,7$		$- 1,3$

Summarizing the different crossing-results we see that strong-membrane and thin-membrane always showed a monofactorial difference, while strong-membrane and no-membrane in some cases showed a monofactorial difference, in another case, however, a bifactorial one.

Interpretation and discussion.

The above mentioned crossing-results may be interpreted by assuming the existence of two factors, P and V .

P : gives a thin membrane; in case of its absence there is no membrane at all.

V : together with P yields a strong membrane, in itself inactive.

Hence:

$PPVV$: strong membrane, "parchmented pea".

$PPvv$: thin membrane

$ppVV$ }
 $ppvv$ } : no membrane } "sugar pea".

All crosses are in agreement with this hypothesis.

From the factorial compositions we may conclude that there must be a monofactorial difference between thin-membrane and no-membrane in one case ($PPvv \times ppvv$), however a bifactorial one in the other case ($PPvv \times ppVV$).

As to the cross $PPvv \times ppvv$, my cross 2: Zuckererbse \times Slierpeul, must have been an example of this combination. The F_2 , however, could not be studied with regard to this hypothesis, because the plants were already almost dry when the factorial hypothesis was founded, which made a classification into thin-membrane and no-membrane impossible. A microscopical investigation also failed to give any result.

F_1 of the cross $PPvv \times ppVV$ would give $PpVv$ and therefore would be a parchmented pea, obtained by the crossing of two sugar peas. Now indeed, both VILMORIN and NOHARA state having found a parchmented F_1 after crossing two sugar peas, followed by a 9 : 7 segregation. According to the above stated hypothesis the two sugar peas, yielding a parchmented pea after crossing, must be phaenotypically different, the one possessing a thin membrane, the other lacking either. It is a pity VILMORIN did not mention the varieties he has worked with, but through the kindness of Mr. A. MEUNISSIER, Verrières-le-Buisson, I obtained samples of all the sugar-pea varieties VILMORIN may have used. Among them some possessed a thin membrane, others did not. And indeed, after crossing Mangetout tardif à cosse jaune (no membrane) \times Pois géant sans parchemin (thin membrane) and Mangetout tardif à cosse jaune (no membrane) \times Pois sans parchemin beurre (thin membrane) F_1 was a parchmented pea with strong membrane. The F_2 of these crosses is to be studied in 1925, but very probably they will show the same segregation as $\text{Pois turc} \times \text{Sliepeul} - PPVV \times ppvv -$. On the other hand F_1 of Mangetout tardif à cosse jaune (no membrane) \times Pois sans parchemin nain gris (no membrane) did not show any membrane.

Both VILMORIN and NOHARA took into account only the difference between parchmented pea and sugar pea and in this way they found a 9 : 7 F_2 -segregation. The author, however, on taking also into account the difference between thin-membranous and no-membranous sugar peas obtained a 9 : 3 : 4 F_2 -segregation.

§ 10. Thickness of Pod-wall

Some *Pisum*-varieties possess a pod-wall which is considerably thicker than the most common type. The French call them "Pois beurre" (= Butter-pea), the Dutch: "Boterpeul".

The following results were obtained in crosses, in which this characteristic was involved.

Cross 12. Reuzenboterpeul (thick) \times Pois à cosse violette (thin).

F_1 : thin.

F_2 : 304 thin: 113 thick.

theor. expect. [(3) : (1)] (312,75) : (104,25)

s \pm 8,8

d \mp 8,75

Cross 14. Reuzenboterpeul (thick) \times Pois à cosse rouge (thin).

F_1 : thin.

F_2 : 172 thin: 65 thick.

theor. expect. [(3) : (1)] (177,75) : (59,25)

s \pm 6,6

d \mp 5,75

These crosses point to the existence of a factor N making the pod-wall thin. In case of its absence the pod-wall is thick.

§ 11. Summary and Discussion

As a symmery of the genetic analysis of the single characters we shall, in tabular form, state the genetic formulae of the varieties as to the characters studied (see p. 31). For significance of the symbols, compare the list of factors as given in the "Summary", p. 50.

In this tabular summary only the formulae are stated of the characters studied by crossing. For most of the characters not studied we may assume a formula, but suchlike formulae are never quite reliable and therefore we had better not mention them.

Comparing the action of the factors A_1 and B (flower-colour), \underline{Bl} and W (bloom), $\underline{If'}$ and $\underline{Lf'}$ (flowering-time), \underline{Sn}_1 and \underline{Sn}_2 (node-number), A_1 and P_1 (pod-colour), P and V (texture of pod), we see in all these cases the existence of a "groundfactor" and of a "second factor" that can only manifest itself in the presence of the groundfactor. In all cases the groundfactor and the "second factor" acting upon the same characteristic are independently inherited.

III. INTERRELATION OF FACTORS

As stated in the introduction we shall, in this chapter, treat the relation of the factors segregating in each separate cross.

The F_2 -composition of each cross will be detailed in the appendix, p. 53. The numbers stated in the following pages are derived from these F_2 -compositions, in as much as more than one factor is involved in the cross in question.

For simplicity's sake we shall — in the ratio-tables — use single letters so as to symbolize the phaenotypes only.

GENETIC FORMULAE OF THE VARIETIES AS FAR AS STUDIED BY CROSSING.

Variety	Character	Flower-colour	Coty- ledon- col- our	Coty- ledon- form	Stem- form	Bloom	Flowering- time (and node- number)	Pod-colour	Pod- form	Texture of Pod	Pod- wall
P ₁ Belle de Châtenay			II			$\overline{BIBl} \overline{ww}$	$\overline{Il' Il'} \overline{Lj' Lj'} \overline{Sn_1 Sn_2} \overline{Sn_2 Sn_2}$				
P ₂ Bliss Abundance				rr							
P ₃ Haarsteegsche			ii	RR		$\overline{BIBl} \overline{WW}$	$\overline{il' il'} \overline{Il' Il'} \overline{sn_1 sn_2} \overline{sn_2 sn_2}$				
P ₄ Groote grijze Reuzenpeul		$A_1 A_1 BB$			\overline{FaFa}					$\overline{PP} \overline{vv}$	
P ₅ Zuckererbse (Gelbsch. Säbel)					\overline{FaFa}			$a_1 a_1 \overline{gp gp} *$		$\overline{pp} \overline{vv}$	
P ₆ Sierpeul					$\overline{fa fa}$			$a_1 a_1 \overline{Gp Gp} *$		$\overline{PP} \overline{VV}$	
P ₇ Pois turc		$a_1 a_1 BB$							$\overline{cp cp} \overline{bt bt}$		
P ₈ Krombekdoperwt		$a_1 a_1 BB$							$\overline{CpCp} \overline{BiBi}$	$\overline{PP} \overline{VV}$	
P ₉ Lathyrusbloemige Capucijner		$A_1 A_1 b b$							$\overline{CpCp} *$	$\overline{PP} \overline{VV}$	NN
P ₁₀ Pois à cosse violette		$A_1 A_1 BB$								$\overline{pp} \overline{VV}$	
P ₁₁ Pois à cosse jaune		$a_1 a_1 BB$								$\overline{pp} \overline{VV}$	
P ₁₂ Pois à cosse rouge		$A_1 A_1 BB$							$\overline{CpCp} *$	$\overline{PP} \overline{VV}$	NN
P ₁₃ Reuzenhoterpeul		$a_1 a_1 BB$						$a_1 a_1 \overline{Gp Gp} \overline{p_1 p_1}$	$\overline{cp cp} *$	$\overline{PP} \overline{vv}$	nn

*) The formulae, marked with an asterisk, are incomplete.

§ 1. *Cross I. Pois turc* \times *Groote grijze Reuzenpeul*;
 $a_1 a_1 \underline{fa} \underline{fa} VV \times A_1 A_1 \underline{Fa} \underline{Fa} vv$

Symbols. A_1 : coloured flower.

a_1 : white flower.

Fa : normal stem.

\underline{fa} : fasciated stem.

\bar{V} : strong membrane in the pod
 v : thin membrane in the pod } in the presence of P .

Relations.

(1) $A_1 - \underline{Fa}$.

$A_1 \underline{Fa} : A_1 \underline{fa} : a_1 \underline{Fa} : a_1 \underline{fa}$
 327 : 135 : 112 : 38

theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)] (344,25) : (114,75) : (114,75) : (38,25)
 $s \pm 12,2 \quad \pm 9,6 \quad \pm 9,6 \quad \pm 5,9$
 $d - 17,25 \quad + 20,25 \quad - 2,75 \quad - 0,25$

Back-crossing of $a_1 a_1 \underline{fa} \underline{fa} \times A_1 a_1 \underline{Fa} \underline{fa}$:

13 : 5 : 9 : 9

theor. expect. [(1) : (1) : (1) : (1)] (9) : (9) : (9) : (9)
 $s \pm 2,6 \quad \pm 2,6$
 $d + 4 \quad - 4$

(2) $A_1 - V$.

$A_1 V : A_1 v : a_1 V : a_1 v$
 361 : 101 : 120 : 30

theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)] (344,25) : (114,75) : (114,75) : (38,25)
 $s \pm 12,2 \quad \pm 9,6 \quad \pm 9,6 \quad \pm 5,9$
 $d + 16,75 \quad - 13,75 \quad + 5,25 \quad - 8,25$

(3) $\underline{Fa} - V$.

$\underline{Fa} V : \underline{Fa} v : \underline{fa} V : \underline{fa} v$
 343 : 96 : 138 : 35

theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)] 344,25 : 114,75 : 114,75 : 38,25
 $s \pm 12,2 \quad \pm 9,6 \quad \pm 9,6 \quad \pm 5,9$
 $d - 1,25 \quad - 18,75 \quad + 23,25 \quad - 3,25$

Conclusion. Although in some cases the deviations are rather large, they don't surpass three times the standard error and no evidence of linkage is found.

We may therefore conclude to an independent inheritance of the factors A_1 , Fa and V .

§ 2. Cross 3. *Pois turc* × *Slierpeul*; $\underline{fa}fa$ PPVV × $\underline{Fa}Fa$ ppvv

Symbols. \underline{Fa} : normal stem.

\underline{fa} : fasciated stem.

\underline{P} : membrane in the pod.

\underline{p} : no membrane in the pod.

\underline{V} : strong membrane in the pod

\underline{v} : thin membrane in the pod

} in the presence of \underline{P} .

Relations.

(1) $\underline{Fa} - P$.

	$\underline{Fa} P$	$\underline{Fa} p$	$\underline{fa} P$	$\underline{fa} p$
	245	75	83	24
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(240)	(80)	(80)	(26,5)
	s ± 10,1	± 8,0	± 8,0	± 4,8
	d + 5,0	− 5,0	+ 3,0	− 2,5

(2) $\underline{Fa} - V$. Excluding in the F_2 -generation the no-membranous group we find:

	$\underline{Fa} V$	$\underline{Fa} v$	$\underline{fa} V$	$\underline{fa} v$
	186	59	69	14
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(184,5)	(61,5)	(61,5)	(20,5)
	s ± 8,9	± 7,0	± 7,0	± 4,3
	d + 1,5	− 2,5	+ 7,5	− 6,5

(3) $P - V$. The evidence of independent inheritance of P and V has already been stated, p. 27.

Conclusion. From the above data we may conclude that \underline{Fa} , P and V are independently inherited.

§ 3. Cross 4. *Lathyrusbloemige Capucijner* × *Groote grijze Reuzenpeul*
and reciprocal; $bbVV$ × $BBvv$

Symbols. B : purple flower-colour } in the presence of A_1 .
 b : pink flower-colour }

\underline{V} : strong membrane in the pod } in the presence of P .
 \underline{v} : thin membrane in the pod }

Relation. Considering that there exists no material difference between the above-mentioned cross and its reciprocal, we may take the two together and find following numbers:

	BV	Bv	bV	bv
	480	167	167	30
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(474,75)	(158,25)	(158,25)	(52,75)
s				$\pm 7,0$
d				$-22,75$

In the bv -group the deviation is too great and therefore we may assume linkage between B and V . In the case of a 1 : 1,3 linkage the theoretical expectation is

	460,9	170,7	170,7	39,8
s	$\pm 14,4$	$\pm 11,6$	$\pm 11,6$	$\pm 6,1$
d	$+19,1$	$-3,7$	$-3,7$	$-9,8$

Now there is indeed a better agreement and the assumption of linkage *may* therefore explain the F_2 -ratio. However, seeing that the linkage, if it exists, is a very weak one and besides considering that there is an excess both of B and of V against respectively b and v — cf. the numbers stated on p. 7 and p. 26, further confirmation is wanted.

A linkage of 1 : 1,3 would agree with a crossing-over-percentage of about 43,5 %, 1 : 1,3 being 0,769.

Conclusion. There is some evidence of very weak linkage between B and V , the crossing-over-percentage being about 43,5 %. Further confirmation is wanted however.

§ 4. Cross 5. *Krombekdoperwt* \times *Lathyrusbloemige Capucijner* and reciprocal; $a_1a_1 BB \underline{cp} \underline{cp} \underline{bt} \underline{bt} \times A_1A_1 bb \underline{Cp} \underline{Cp} \underline{Bt} \underline{Bt}$

Symbols. A_1 : coloured flower.

a_1 : white flower.

B : purple flower } in the presence of A_1 .

b : pink flower }

\underline{Cp} : straight or straight to intermediate pod-form.

\underline{cp} : curved pod-form.

\underline{Bt} : blunt pod-apex.

\underline{bt} : acute pod-apex.

Relations. Taking together — in the F_2 — the numbers of the reciprocal crosses, we find:

(1) $A_1 - B$. The independent inheritance of A_1 and B was already shown on p. 7.

(2) $A_1 - C\bar{p}$.	$A_1 C\bar{p} : A_1 c\bar{p} : a_1 C\bar{p} : a_1 c\bar{p}$
	491 : 131 : 156 : 62
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(472,5) : (157,5) : (157,5) : (52,5)
	s $\pm 14,3$ $\pm 11,3$ $\pm 11,3$ $\pm 7,0$
	d $+18,5$ $-26,5$ $-1,5$ $+9,5$

These numbers don't point to linkage.

(3) $A_1 - Bt$.	$A_1 Bt : A_1 bt : a_1 Bt : a_1 bt$
	465 : 157 : 156 : 62
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(472,5) : (157,5) : (157,5) : (52,5)
	s $\pm 14,3$ $\pm 11,3$ $\pm 11,3$ $\pm 7,0$
	d $-7,5$ $-0,5$ $-1,5$ $+9,5$

(4) $B - C\bar{p}$. Excluding the white-flowering F_2 's we find:

	$B C\bar{p} : B c\bar{p} : b C\bar{p} : b c\bar{p}$
	384 : 87 : 107 : 44
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(349,2) : (116,4) : (116,4) : (38,8)
	s $\pm 12,3$ $\pm 9,7$ $\pm 9,7$ $\pm 6,0$
	d $+34,8$ $-29,4$ $-9,4$ $+5,2$

Both in the $B C\bar{p}$ and in the $B c\bar{p}$ -group the deviations are very great, in the latter even surpassing three times the standard error. This points to linkage and assuming a 1,5 : 1 linkage the theor. expect. is

	(367,3) : (99,6) : (99,6) : (56,0)
	s $\pm 12,2$ $\pm 9,1$ $\pm 9,1$ $\pm 7,1$
	d $+16,7$ $-12,6$ $+7,4$ $-12,0$

Now indeed there is a better agreement. A 1,5 : 1 linkage would show 40 % crossing-overs, while $1 : 1,5 = 0,666$.

(5) $B - Bt$. Excluding the white F_2 's we find:

	$B Bt : B bt : b Bt : b bt$
	359 : 112 : 106 : 45
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(349,2) : (116,4) : (116,4) : (38,8)
	s $\pm 12,3$ $\pm 9,7$ $\pm 9,7$ $\pm 6,0$
	d $+9,8$ $-4,4$ $-10,4$ $+6,2$

These figures don't point to linkage. However, from the assumed linkage of B and \underline{Cp} and from the linkage of \underline{Cp} and \underline{Bt} — to be discussed in the following lines — we may draw the conclusion that B and \underline{Bt} must be linked also. Assuming a 1,2 : 1 linkage the theoretical expectation is

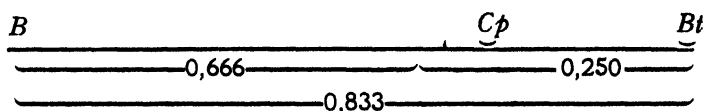
$$\begin{array}{cccc} (357,0) & : (109,1) & : (109,1) & : (46,2) \\ s \pm 12,3 & \pm 9,4 & \pm 9,4 & \pm 6,5 \\ d + 2,0 & + 2,9 & - 3,1 & - 1,2 \end{array}$$

Now the better agreement is striking, and therefore we may conclude to the possibility of linkage with a crossing-over-percentage of about 45,3 %, 1 : 1,2 being 0,833. In any case the linkage is an exceptionally weak one.

$$\begin{array}{l} (6) \quad \underline{Cp} - \underline{Bt}. \\ \text{theor. expect. [4 : 1 linkage]} \end{array} \quad \begin{array}{cccc} \underline{Cp} \underline{Bt} : \underline{Cp} \underline{bt} : \underline{cp} \underline{Bt} : \underline{cp} \underline{bt} \\ 556 : 91 : 65 : 128 \\ (554,4) : (75,6) : (75,6) : (134,4) \\ s \pm 13,7 \pm 8,2 \pm 8,2 \pm 10,6 \\ d + 1,6 + 15,4 - 10,6 - 6,4 \end{array}$$

The agreement is rather satisfactory which proves that there must be linkage between \underline{Cp} and \underline{Bt} . The crossing-over-percentage is about 20 %, 1 : n being 0,250.

Conclusion. Linkage between B and \underline{Cp} is evident; linkage between B and \underline{Bt} is possible, but the F_2 -numbers don't necessitate the assumption of linkage; \underline{Cp} and \underline{Bt} are rather strongly linked. We have, therefore, some evidence of a linked group $B - \underline{Bt} - \underline{Cp}$, the crossing-over-percentages derived from the F_2 -material at hand pointing to an arrangement in one of the chromosomes as follows:



Theoretically the relative distance of B and \underline{Bt} must be 0,916; it is however less, viz. 0,833 which is in agreement with an assumption of double crossing-over.

With regard to the high percentages of crossing-over of both $B - \underline{Cp}$ and $B - \underline{Bt}$, further confirmation by means of crossing back F_1 with the triple recessive type is wanted.

Whenever there may occur a linked group $B - \underline{Cp} - \underline{Bt}$, factor A_1

must be localized in another chromosome, for it is inherited independently with each of the three factors mentioned.

§ 5. Cross 6. *Bliss Abundance* \times *Haarsteegsche*;
 $rr \text{ } \underline{I' I'} \text{ } \underline{L' l'} \text{ } \underline{S n_1 S n_1} \text{ } \underline{S n_2 S n_2} \times RR \text{ } \underline{i' i'} \text{ } \underline{l' l'} \text{ } \underline{s n_1 s n_1} \text{ } \underline{s n_2 s n_2}$

In § 6 of chapter II, p. 14, the independent inheritance of $\underline{I'}$ and $\underline{L'}$, and similarly of $\underline{S n_1}$ and $\underline{S n_2}$, has already been dealt with and also the linkage, found between $\underline{I'}$ and $\underline{S n_1}$. The relation between $\underline{L'}$ and $\underline{S n_2}$ cannot be determined from the data given.

Though in this cross the factor R also demonstrated itself by segregation, yet the main purpose of this cross was to study the flowering-time, and the relation of R and the other factors in question was not determined.

§ 6. Cross 9. *Châtenay* \times *Haarsteegsche*; $II \text{ } ww \times ii \text{ } WW$

In this cross the relation of cotyledon-colour-factor I and bloom-factor W was determined. Considering the fact that the segregation of cotyledon-colour already manifests itself in the F_1 -plants, it is not right to determine the relation of I and W by dividing the F_2 -generation into 4 groups, because not all seeds were sown. It is a better plan to determine the bloom-segregation in the group of the F_2 -plants from yellow cotyledons and also in the group of the F_2 plants from green cotyledons. In this manner we find:

a) 247 yellow seedleaved seeds gave in F_2 188 glaucous: 59 emerald.

theor. expect. [(3) : (1)]	(185,25)	: (61,75)
s	$\pm 6,8$	
d	$\pm 2,75$	

b) 122 green seedleaved seeds gave in F_2 89 glaucous : 33 emerald.

theor. expect. [(3) : (1)]	(91,5)	: (30,5)
s	$\pm 4,7$	
d	$\mp 2,5$	

Hence in both cases a segregation tallying well with a (3) : (1) expectation is found and therefore we may conclude to the independent inheritance of I and W .

§ 7. *Cross 10. Pois à cosse jaune × Pois à cosse violette;*

$$a_1 a_1 \underline{g\phi g\phi} \phi_1 \phi_1 \phi\phi \times A_1 A_1 \underline{G\phi G\phi} P_1 P_1 PP$$

Symbols. A_1 : coloured flower.

a_1 : white flower.

$\underline{G\phi} P_1$: violet pod-colour } in the presence of A_1 .
 $\underline{g\phi} P_1$: red pod-colour }

$\underline{G\phi} \phi_1$: green pod-colour.

$\underline{g\phi} \phi_1$: yellow pod-colour.

$\underline{G\phi}$: violet + green pod-colour.

$\underline{g\phi}$: red + yellow pod-colour.

P_1 : violet + red pod-colour.

ϕ_1 : green + yellow pod-colour.

P : membrane in the pod.

ϕ : no membrane in the pod.

Relations.

The independent inheritance of A_1 , $\underline{G\phi}$, P_1 as one group results from the numbers, stated p. 20. Moreover, from the F_2 we can draw following conclusions:

$$\begin{array}{l} (1) A_1 - \underline{G\phi}. \quad A_1 \underline{G\phi} : A_1 \underline{g\phi} : a_1 \underline{G\phi} : a_1 \underline{g\phi} \\ \quad \quad \quad 123 : 31 : 38 : 13 \\ \text{theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)] (115,2) : (38,4) : (38,4) : (12,8)} \\ \quad \quad \quad s \pm 7,1 \quad \pm 5,5 \quad \pm 5,5 \quad \pm 3,4 \\ \quad \quad \quad d + 7,8 \quad - 7,4 \quad - 0,4 \quad + 0,2 \end{array}$$

$$\begin{array}{l} (2) A_1 - P_1. \quad A_1 P_1 : A_1 \phi_1 : a_1 P_1 : a_1 \phi_1 \\ \quad \quad \quad 110 : 44 : 51 \\ \text{theor. expect. [(9) : (3) : (4)] (115,2) : (38,4) : (51,2)} \\ \quad \quad \quad s \pm 7,1 \quad \pm 5,5 \quad \pm 6,1 \\ \quad \quad \quad d - 5,2 \quad + 5,6 \quad - 0,2 \end{array}$$

$$\begin{array}{l} (3) \underline{G\phi} - P_1. \text{ Excluding the white-flowering } F_2\text{'s we have:} \\ \quad \quad \quad \underline{G\phi} P_1 : \underline{G\phi} \phi_1 : \underline{g\phi} P_1 : \underline{g\phi} \phi_1 \\ \quad \quad \quad 89 : 34 : 21 : 10 \\ \text{theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)] (86,4) : (28,8) : (28,8) : (9,6)} \\ \quad \quad \quad s \pm 6,1 \quad \pm 4,8 \quad \pm 4,8 \quad \pm 3,0 \\ \quad \quad \quad d + 2,6 \quad + 5,2 \quad - 7,8 \quad + 0,4 \end{array}$$

Further we have:

(4) $A_1 - P$.	$A_1 P$	$A_1 p$	$a_1 P$	$a_1 p$
	116	38	41	10
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(115,2)	(38,4)	(38,4)	(12,8)
	s $\pm 7,1$	$\pm 5,5$	$\pm 5,5$	$\pm 3,4$
	d + 0,8	- 0,4	+ 2,6	-2,8

(5) $\underline{Gp} - P$.	$\underline{Gp} P$	$\underline{Gp} p$	$\underline{gp} P$	$\underline{gp} p$
	126	35	31	13
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(115,2)	(38,4)	(38,4)	(12,8)
	s $\pm 7,1$	$\pm 5,5$	$\pm 5,5$	$\pm 3,4$
	d + 10,8	- 3,4	- 7,4	+ 0,2

(6) $P_1 - P$. Excluding the white-flowering F_2 's we find:

	$P_1 P$	$P_1 p$	$p_1 P$	$p_1 p$
	81	29	35	9
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(86,4)	(28,8)	(28,8)	(9,6)
	s $\pm 6,1$	$\pm 4,8$	$\pm 4,8$	$\pm 3,0$
	d - 5,4	+ 1,2	+ 6,2	- 0,6

Conclusion. From the foregoing data we may conclude to the existence of independent inheritance between A_1 , \underline{Gp} , P_1 and P .

§ 8. *Cross 12. Reuzenboterpeul \times Pois à cosse violette;*

$a_1 a_1 p_1 p_1 vv nn \underline{cp} \underline{cp} \times A_1 A_1 P_1 P_1 VV NN \underline{Cp} \underline{Cp}$

Symbols. A_1 : coloured flower.

a_1 : white flower.

P_1 : violet pod-colour
 p_1 : green pod-colour } in the presence of \underline{Gp} .

V : strong membrane in the pod
 v : thin membrane in the pod } in the presence of P .

N : thin pod-wall.

n : thick pod-wall.

\underline{Cp} : straight + straight to intermediate pod-form.

\underline{cp} : curved pod-form.

Relations.

(1) $A_1 - P_1$. The independent inheritance of A_1 and P_1 has been shown by the numbers, stated p. 19. From the F_2 -material we may also derive:

	$A_1 P_1$	$A_1 p_1$	$a_1 P_1$	$a_1 p_1$
	257	54	106	
theor. expect. [(9) : (3) : (4)]	(234)	(78)	(104)	
	s $\pm 10,1$	$\pm 7,9$	$\pm 8,8$	
	d +23,0	-24,0	+ 2,0	

Though the deviations are considerable, they do not point to linkage.

(2) $A_1 - V$.	$A_1 V$	$A_1 v$	$a_1 V$	$a_1 v$
	252	59	80	26
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(234)	(78)	(78)	(26)
	s $\pm 10,1$	$\pm 7,9$	$\pm 7,9$	$\pm 4,9$
	d +18,0	-19,0	+ 2,0	0,0

(3) $A_1 - N$.	$A_1 N$	$A_1 n$	$a_1 N$	$a_1 n$
	226	85	78	28
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(234)	(78)	(78)	(26)
	s $\pm 10,1$	$\pm 7,9$	$\pm 7,9$	$\pm 4,9$
	d - 8,0	+ 7,0	0,0	+2,0

(4) $A_1 - C\bar{p}$.	$A_1 C\bar{p}$	$A_1 c\bar{p}$	$a_1 C\bar{p}$	$a_1 c\bar{p}$
	245	66	83	23
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(234)	(78)	(78)	(26)
	s $\pm 10,1$	$\pm 7,9$	$\pm 7,9$	$\pm 4,9$
	d +11,0	-12,0	+ 5,0	-3,0

(5) $P_1 - V$. Excluding the white-flowering F_2 's we find:

	$P_1 V$	$P_1 v$	$p_1 V$	$p_1 v$
	212	45	40	14
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(175,0)	(58,3)	(58,3)	(19,4)
	s $\pm 8,7$	$\pm 6,8$	$\pm 6,8$	$\pm 4,2$
	d +37,0	-13,3	-18,3	-5,4

The deviation in the $P_1 V$ -group is a far too great one and also in the other groups there is no satisfactory agreement. We might, therefore, assume the existence of linkage between P_1 and V . Two facts, however,

speak against this assumption. In the first place both all purple podded (P_1)-individuals against all green-podded (p_1) ones and all strong-membraned (V) individuals against all thin-membraned (v) ones occur in too high a frequency; of course there will also be found too many P_1V -individuals. Secondly the deviation in the p_1v -group runs opposite to that in the P_1V -group, whereas in case of linkage they must run parallel.

So we must conclude that the relation $P_1 - V$ in the present cross is not clear yet. Linkage is possible, it is not a proved fact.

(6) $P_1 - N$. Excluding the white-flowering F_2 's we get:

	$P_1 N$	$: P_1 n$	$: p_1 N$	$: p_1 n$
	191	: 66	: 35	: 19
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(175,0)	: (58,3)	: (58,3)	: (19,4)
	s $\pm 8,7$	$\pm 6,8$	$\pm 6,8$	$\pm 4,2$
	d +16,0	+ 7,7	-23,3	-0,4

Although the deviation in the p_1N -group is too great no linkage is evident. At the same time we must conclude that the relation $P_1 - N$ is not quite clear in the present case.

(7) $P_1 - \underline{Cp}$. Excluding the white-flowering F_2 's we get:

	$P_1 \underline{Cp}$	$: P_1 \underline{cp}$	$: p_1 \underline{Cp}$	$: p_1 \underline{cp}$
	217	: 40	: 28	: 26
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(175,0)	: (58,3)	: (58,3)	: (19,4)
	s $\pm 8,7$	$\pm 6,8$	$\pm 6,8$	$\pm 4,2$
	d +42,0	-18,3	-30,3	+6,6

The deviations point to linkage and the best agreement with theoretical numbers is obtained in assuming a 2,5 : 1 linkage, the theoretical numbers then being:

	(193,7)	: (37,8)	: (37,8)	: (39,4)
	s $\pm 8,4$	$\pm 5,7$	$\pm 5,7$	$\pm 5,8$
	d +23,3	+ 2,2	- 9,8	-13,4

Although the agreement is a better one now, it is by no means a satisfactory one, so that further confirmation is wanted. A 2,5 : 1 linkage would point to a relative distance of P_1 and \underline{Cp} of $1 : 2,5 = 0,4$.

(8) $V - N$.

	$V N$	$: V n$	$: v N$	$: v n$
	242	: 90	: 62	: 23
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(234)	: (78)	: (78)	: (26)
	s $\pm 10,1$	$\pm 7,9$	$\pm 7,9$	$\pm 4,9$
	d + 8,0	+12,0	-16,0	-3,0

(9) $V - \underline{Cp}$.	$V \underline{Cp} : V \underline{cp} : v \underline{Cp} : v \underline{cp}$
	279 : 53 : 49 : 36
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)] (234) :	(78) : (78) : (26)
	s $\pm 10,1$ $\pm 7,9$ $\pm 7,9$ $\pm 4,9$
	d $+45,0$ $-25,0$ $-29,0$ $+10,0$

The deviations point to linkage, and assuming a 2 : 1 linkage theoretical numbers are

(255,2) :	(58,0) :	(58,0) :	(46,4)
s $\pm 9,9$	$\pm 7,0$	$\pm 7,0$	$\pm 6,4$
d $+23,8$	$-5,0$	$-9,0$	$-10,4$

The agreement is a better one now, although not quite satisfactory. The value 1 : n is 0,5.

(10) $N - \underline{Cp}$.	$N \underline{Cp} : N \underline{cp} : n \underline{Cp} : n \underline{cp}$
	269 : 35 : 59 : 54
theor. expect. [2,5 : 1 linkage]	261,4 : 51,0 : 51,0 : 53,1
	s $\pm 9,8$ $\pm 6,6$ $\pm 6,6$ $\pm 6,8$
	d $+7,6$ $-16,0$ $+8,0$ $+0,9$

Hence linkage in this case is evident, the relative distance between N and \underline{Cp} being 1 : 2,5 = 0,4.

Conclusions and discussion.

From the foregoing data we may conclude to an independent inheritance of $A_1 - P_1$, $A_1 - V$, $A_1 - N$, $A_1 - \underline{Cp}$, $V - N$; linkage is evident between $P_1 - \underline{Cp}$, $V - \underline{Cp}$, $N - \underline{Cp}$; the relations $P_1 - V$ and $P_1 - N$ are not quite clear.

According to MORGAN's conception there must also be linkage between $P_1 - V$, $P_1 - N$ and $V - N$. Now indeed, in the case of $P_1 - V$ and $P_1 - N$ the F_2 -numbers don't point absolutely to independent inheritance; in the case of $V - N$, however, they do — or there may be so weak a linkage that it is not practically different from independent inheritance as to the F_2 -ratio.

From the relative distances between $P_1 - \underline{Cp}$ and $V - \underline{Cp}$, viz. 0,4 and 0,5, we must conclude to a rel. distance between $P_1 - V$ of 0,1 or 0,9. A rel. dist. 0,9 gives a value for $n = 1,111\dots$, answering to a F_2 ratio not very different from (9) : (3) : (3) : (1). Such a value for n is not impossible.

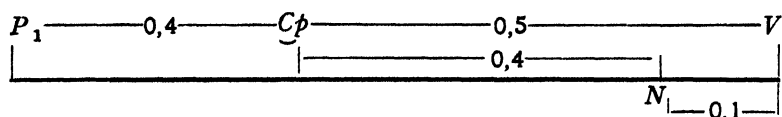
From the relative distances between $P_1 - \underline{Cp}$ and $N - \underline{Cp}$, viz. 0,4

and 0,4 it follows that the relative distance between P_1 and N is 0 or 0,8. The latter gives a value for $n = 1,25$ or a F_2 -ratio

$P_1 N$	$: P_1 n$	$: p_1 N$	$: p_1 n$
179,0	$: 53,6$	$: 53,6$	$: 24,0$
actual numbers	191	$: 66$	$: 35$
		$: 19$	

The agreement is somewhat better than in the case of independent inheritance. Linkage between P_1 and N , n being 1,25, is therefore conceivable.

Proceeding to the relation $V - N$ we had better first summarize the foregoing in a graphic. The following localisation of P_1 , Cp , N and V in one of the chromosomes is conceivable:



From this graphic we must conclude to a relative distance between N and V of 0,1, giving a value for $n = 10$. So there would be a rather strong linkage, and the actual F_2 -numbers don't agree at all with this assumption. If, for a moment, we accept the possibility of a localisation as stated above for P_1 , Cp and V , the relation of N to the other factors is dark, and this renders the whole theory, developed above, doubtful.

There may be a group of linked factors, viz. $P_1 - Cp - V$. Factor A_1 is inherited independently with the members of this group, as also with N . The relation of N to the $P_1 - Cp - V$ -group is dark.

Further elucidation may be obtained by crossing back a $P_1 p_1 Cp cp Vv Nn$ type with the quadruple recessive.

§ 9. Cross 13. *Pois à cosse jaune* \times *Pois à cosse rouge*;

$$a_1 a_1 p_1 p_1 pp \times A_1 A_1 P_1 P_1 PP$$

Symbols. A_1 : coloured flower.

a_1 : white flower.

P_1 : red pod-colour

p_1 : yellow pod-colour } in the absence of Cp .

P : membrane in the pod.

p : no membrane in the pod.

Relations.

(1) $A_1 - P_1$. The independent inheritance between A_1 and P_1 follows from the numbers, stated p. 19. From the F_2 we may further

derive:	$A_1 P_1 : A_1 p_1 : a_1 P_1$
	p_1
	163 : 69 : 63
theor. expect. [(9) : (3) : (4)]	(165,6) : (55,2) : (73,6)
	s \pm 8,5 \pm 6,6 \pm 7,4
	d - 2,6 +13,8 -10,6

Although the agreement might be better, we have no reason to assume linkage.

(2) $A_1 - P$.	$A_1 P : A_1 p : a_1 P : a_1 p$
	184 : 48 : 47 : 16
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(165,6) : (55,2) : (55,2) : (18,4)
	s \pm 8,5 \pm 6,6 \pm 6,6 \pm 4,1
	d +18,4 - 7,2 - 8,2 -2,4

(3) $P_1 - P$. Excluding the white-flowering F_2 's we find:

	$P_1 P : P_1 p : p_1 P : p_1 p$
	129 : 34 : 55 : 14
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	130,5 : 43,5 : 43,5 : 14,5
	s \pm 7,5 \pm 5,9 \pm 5,9 \pm 2,7
	d - 0,5 - 9,5 +11,5 -0,5

Conclusion. The foregoing data lead us to the conclusion that A_1 , P_1 and P are independently inherited.

§ 10. Cross 14. *Reuzenboterpeul* \times *Pois à cosse rouge*;
 $a_1 a_1 \underline{Gp} \underline{Gp} p_1 p_1 vv nn \underline{cp} \underline{cp} \times A_1 A_1 \underline{gp} \underline{gp} P_1 P_1 VV NN \underline{Cp} \underline{Cp}$

Symbols. A_1 : coloured flower.

a_1 : white flower.

$\underline{Gp} P_1$: violet pod-colour

$\underline{gp} P_1$: red pod-colour } in the presence of A_1 .

$\underline{Gp} p_1$: green pod-colour.

$\underline{gp} p_1$: yellow pod-colour.

\underline{Gp} : violet + green pod-colour.

\underline{gp} : red + yellow pod-colour.

P_1 : violet + red pod-colour.

p_1 : green + yellow pod-colour.

V : strong membrane in the pod
 v : thin membrane in the pod } in the presence of P .

N : thin pod-wall.

n : thick pod-wall.

\underline{Cp} : straight + straight to intermediate pod-form.

\underline{cp} : curved pod-form.

Relations.

The independent inheritance of A_1 , \underline{Gp} and P_1 as one group follows from the numbers, stated p. 20. From the F_2 we can — moreover — draw following conclusions as to A_1 , \underline{Gp} , P_1 .

(1) $A_1 - \underline{Gp}$.	$A_1 \underline{Gp}$: $A_1 \underline{gp}$: $a_1 \underline{Gp}$: $a_1 \underline{gp}$
	114 : 59 : 50 : 14
theor. expect [(9) : (3) : (3) : (1)]	(133,2) : (44,4) : (44,4) : (14,8)
	s \pm 7,6 \pm 6,0 \pm 6,0 \pm 3,5
	d -19,2 +14,6 + 5,6 -0,8

(2) $A_1 - P_1$.	$A_1 P_1$: $A_1 p_1$: $a_1 P_1$ p_1
	126 : 47 : 64
theor. expect. [(9) : (3) : (4)]	(133,2) : (44,4) : (59,5)
	s \pm 7,6 \pm 6,0 \pm 6,6
	d - 7,2 + 2,6 + 4,5

(3) $\underline{Gp} - P_1$. Excluding the white-flowering F_2 's we have:

	$\underline{Gp} P_1$: $\underline{Gp} p_1$: $\underline{gp} P_1$: $\underline{gp} p_1$
	83 : 31 : 43 : 16
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(97,2) : (32,4) : (32,4) : (10,8)
	s \pm 6,5 \pm 5,1 \pm 5,1 \pm 3,1
	d -14,2 - 1,4 +10,6 +5,2

Further we have:

(4) $A_1 - V$.	$A_1 V$: $A_1 v$: $a_1 V$: $a_1 v$
	134 : 39 : 50 : 14
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(133,2) : (44,4) : (44,4) : (14,8)
	s \pm 7,6 \pm 6,0 \pm 6,0 \pm 3,5
	d + 0,8 - 5,4 + 5,6 -0,8

(5) $A_1 - N$.	$A_1 N$	$A_1 n$	$a_1 N$	$a_1 n$
	122	51	50	14
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(133,2)	(44,4)	(44,4)	(14,8)
	s $\pm 7,6$	$\pm 6,0$	$\pm 6,0$	$\pm 3,5$
	d -11,2	+ 6,6	+ 5,6	-0,8

(6) $A_1 - C\bar{p}$.	$A_1 C\bar{p}$	$A_1 c\bar{p}$	$a_1 C\bar{p}$	$a_1 c\bar{p}$
	129	44	52	12
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(133,2)	(44,4)	(44,4)	(14,8)
	s $\pm 7,6$	$\pm 6,0$	$\pm 6,0$	$\pm 3,5$
	d - 4,2	- 0,4	+ 7,6	-2,8

(7) $G\bar{p} - V$.	$G\bar{p} V$	$G\bar{p} v$	$g\bar{p} V$	$g\bar{p} v$
	125	39	59	14
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(133,2)	(44,4)	(44,4)	(14,8)
	s $\pm 7,6$	$\pm 6,0$	$\pm 6,0$	$\pm 3,5$
	d - 8,2	- 5,4	+ 14,6	-0,8

(8) $G\bar{p} - N$.	$G\bar{p} N$	$G\bar{p} n$	$g\bar{p} N$	$g\bar{p} n$
	121	43	51	22
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(133,2)	(44,4)	(44,4)	(14,8)
	s $\pm 7,6$	$\pm 6,0$	$\pm 6,0$	$\pm 3,5$
	d -12,2	- 1,4	+ 6,6	+7,2

(9) $G\bar{p} - C\bar{p}$.	$G\bar{p} C\bar{p}$	$G\bar{p} c\bar{p}$	$g\bar{p} C\bar{p}$	$g\bar{p} c\bar{p}$
	139	25	42	31
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(133,2)	(44,4)	(44,4)	(14,8)
	s $\pm 7,6$	$\pm 6,0$	$\pm 6,0$	$\pm 3,5$
	d + 5,8	-19,4	- 2,4	+16,2

Both in the $G\bar{p} c\bar{p}$ and in the $g\bar{p} c\bar{p}$ -group the deviation surpasses three times the standard-error; this points to linkage; assuming a 2 : 1 linkage theoretical numbers are

	(145,2)	(33,0)	(33,0)	(26,4)
s	$\pm 7,5$	$\pm 5,3$	$\pm 5,3$	$\pm 4,8$
d	- 6,2	- 8,0	+ 9,0	+ 4,6

Now the agreement is a better one, so that linkage is evident. A value for $n = 2$ means a relative distance between $G\bar{p}$ and $C\bar{p}$ of 0,5, the crossing-over percentage being about 33,3 %.

(10) $P_1 - V$. Excluding the white-flowering F_2 's we find:

	$P_1 V$	$: P_1 v$	$: p_1 V$	$: p_1 v$
	97	: 29	: 37	: 10
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(97,2)	: (32,4)	: (32,4)	: (10,8)
	s \pm 6,5	\pm 5,1	\pm 5,1	\pm 3,1
	d - 0,2	- 3,4	+ 4,6	- 0,8

(11) $P_1 - N$. Excluding the white-flowering F_2 's we find:

	$P_1 N$	$: P_1 n$	$: p_1 N$	$: p_1 n$
	91	: 35	: 31	: 16
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(97,2)	: (32,4)	: (32,4)	: (10,8)
	s \pm 6,5	\pm 5,1	\pm 5,1	\pm 3,1
	d - 6,2	+ 2,6	- 1,4	+ 5,2

(12) $P_1 - C\bar{p}$. Excluding the white-flowering F_2 's we find:

	$P_1 C\bar{p}$	$: P_1 c\bar{p}$	$: p_1 C\bar{p}$	$: p_1 c\bar{p}$
	97	: 29	: 32	: 15
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(97,2)	: (32,4)	: (32,4)	: (10,8)
	s \pm 6,5	\pm 5,1	\pm 5,1	\pm 3,1
	d - 0,2	- 3,4	- 0,4	+ 4,2

(13) $V - N$.

	$V N$	$: V n$	$: v N$	$: v n$
	138	: 46	: 34	: 19
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(133,2)	: (44,4)	: (44,4)	: (14,8)
	s \pm 7,6	\pm 6,0	\pm 6,0	\pm 3,5
	d + 4,8	+ 1,6	- 10,4	+ 4,2

(14) $V - C\bar{p}$.

	$V C\bar{p}$	$: V c\bar{p}$	$: v C\bar{p}$	$: v c\bar{p}$
	140	: 44	: 41	: 12
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(133,2)	: (44,4)	: (44,4)	: (14,8)
	s \pm 7,6	\pm 6,0	\pm 6,0	\pm 3,5
	d + 6,8	- 0,4	- 3,4	- 2,8

(15) $N - C\bar{p}$.

	$N C\bar{p}$	$: N c\bar{p}$	$: n C\bar{p}$	$: n c\bar{p}$
	145	: 27	: 36	: 29
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(133,2)	: (44,4)	: (44,4)	: (14,8)
	s \pm 7,6	\pm 6,0	\pm 6,0	\pm 3,5
	d + 11,8	- 17,4	- 8,4	+ 14,2

The agreement is bad, especially in the $n\text{ } \underline{cp}$ -group. Assuming a 2 : 1 linkage the expectation is

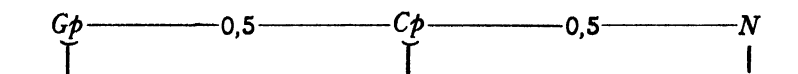
(145,2)	:	(33,0)	:	(33,0)	:	(26,4)
$s \pm 7,5$		$\pm 5,3$		$\pm 5,3$		$\pm 4,8$
$d - 0,2$		$- 6,0$		$+ 3,0$		$+ 2,6$

So linkage is evident in this case; $n = 2$ means a relative distance between N and \underline{Cp} of 0,5, the crossing-over percentage being about 33,3 %.

Conclusions and discussion.

The factors A_1 , \underline{Gp} , P_1 , V , N , \underline{Cp} , in the present cross, are mutually independently inherited, with the exception of the factors $\underline{Gp} - \underline{Cp}$ and $N - \underline{Cp}$, both of which show linkage with a crossing-over percentage of 33,3 %, their relative distance being 0,5 in either case.

Theoretically the factors \underline{Gp} and N must be linked also. The F_2 -ratio, however, points to independent inheritance. Computing the relative distance of \underline{Gp} and N we find it to be 0 or 1. In the first case there would be absolute coupling between \underline{Gp} and N ; no evidence is present as to such an absolute coupling. In the second case — a relative distance of 1 — the crossing-over percentage is 50 % and the F_2 ratio is the same as in case of independent inheritance. The F_2 -ratio agrees with this assumption, and therefore the existence of a group $\underline{Gp} - \underline{Cp} - N$ is evident, their localisation in one of the chromosomes being:



The factors A_1 , P_1 , V , in the present cross, show independent inheritance with regard to each other and with regard to the linked group $\underline{Gp} - \underline{Cp} - N$.

§ 11. Discussion of Results

In order to compare the results of the different crosses as stated in the preceding paragraphs it will serve our purpose to first summarize them in tabular form.

Cross	independently inherited factors	linked factors	doubtful
1	$A_1\text{-}\underline{Fa}\text{-}V$		
3	$\underline{Fa}\text{-}\underline{P}\text{-}V$		
4		$B\text{-}V$	
5	$A_1\text{-}[B\text{-}\underline{Bt}\text{-}\underline{Cp}]^1)$	$B\text{-}\underline{Bt}\text{-}\underline{Cp}$	
6	$\underline{If}'\text{-}\underline{Lf}'; \underline{Sn}_1\text{-}\underline{Sn}_1$	$\underline{If}'\text{-}\underline{Sn}_1$	
9	$\underline{I}\text{-}\underline{W}$		
10	$A_1\text{-}\underline{Gp}\text{-}P_1\text{-}P$		
12	$A_1\text{-}P_1; A_1\text{-}V; A_1\text{-}N; A_1\text{-}\underline{Cp}; V\text{-}N$	$P_1\text{-}\underline{Cp}; V\text{-}\underline{Cp}; N\text{-}\underline{Cp}$	$P_1\text{-}V; P_1\text{-}N$
13	$A_1\text{-}P_1\text{-}P$		
14	$A_1\text{-}P_1\text{-}V\text{-}[\underline{Gp}\text{-}\underline{Cp}\text{-}N]^1)$	$\underline{Gp}\text{-}\underline{Cp}\text{-}N$	

From the independent inheritance between $A_1 - P$ in cross 10, together with the results of crosses 1 and 3 we may conclude to independent inheritance between $A_1 - \underline{Fa} - V - P$. We can further combine — as a result of crosses 3, 10, 12, 13 and 14 — into an independent group the factors $A_1 - P_1 - P - V - \underline{Gp}$. More combinations cannot be made with regard to independent inheritance.

The assumed linkage between \underline{Cp} and N in cross 12 has also been found in cross 14; in the former a linkage value of $n = 2,5$ was probable, in the latter of $n = 2$. Be that as it may, linkage between $\underline{Cp} - N$ as such becomes quite evident from these combined results.

The other assumed linkages in cross 12 (it has already been discussed in § 8) are doubtful and their doubtful character is confirmed by comparing the results of cross 12 with those of cross 14. $P_1 - \underline{Cp}$ and $V - \underline{Cp}$ both show independent inheritance in cross 14, while in cross 12 linkage may be assumed. Now, in fact, HAMMERLUND (Hereditas 4, 1923, 235—238) has stated an analogous case in *Pisum*: linkage between two factors in a certain cross, independent inheritance in another one. However, HAMMERLUND's linkage was very distinct, whereas in the case of $P_1 - \underline{Cp}$ and $V - \underline{Cp}$ the linkage is not quite certain. For the present we cannot draw further conclusions with regard to this question.

Excluding the doubtful cases of cross 12 we must conclude, from comparison of the different crossing-results, to the existence of a

¹⁾ Square brackets refer to a linked group.

linked group $B - V - \underline{Bt} - \underline{Cp} - N - \underline{Gp}$, if Morgan's theory holds good for *Pisum*. Immediately we see from the tabular summary in the beginning of this paragraph that the independent inheritance of $V - N$, found in cross 12, as of $V - \underline{Gp}$ in cross 14, are not in agreement with this assumption. Here, too, we find two cases more, where linkage is expected and where independent inheritance is found. It is worth remarking, however, that in both cases factor V is involved, which strengthens the doubtful character of the linkage $B - V$.

Now we have seen that probably in the assumed linkages $B - V$, $B - \underline{Bt}$, $B - \underline{Cp}$, the crossing-over percentage is very high, it being in the case of $\underline{Gp} - N$ as high as about 50 %. Considering further that relatively very few linkages in *Pisum* have been found, although many investigators have been and are still working on the genetics of *Pisum*, we come to the assumption that, in many cases, linkage is so weak — crossing-over percentage so high — that linkage escapes observation. If we assume further that the crossing-over percentage in *Pisum*, as in *Drosophila* (PLOUGH, J. exp. Zool. 24, 1917-'18, 147—209) be variable, it may be possible that two factors show linkage in one case, independent inheritance in another. If this be true, *Pisum* would by no means offer so favourable an organism to test MORGAN's theory as one might think at the outset.

Comparing the linkage $B - V$ with the doubtful relation $P_1 - V$ we feel inclined to surmise linkage between the "second factors" — as mentioned p. 30. — This indeed would offer a highly interesting fact, but there is only very little experimental proof as yet.

IV. SUMMARY

1. *Pisum*-crosses were made on purpose to put some varieties upon a factorial basis with respect to a number of characteristics. Preliminary results were obtained as to the interrelation of the factors studied.
2. Eighteen factors are described, viz.:
 - (1) A_1 : groundfactor for flower-colour and for violet and red pod-colour; in itself giving pink flower-colour, when a factor A_2 is present — which seems to be the case in all varieties studied — ; when A_1 is absent the flower is white, the pod being either green or yellow.

- (2) B : together with A_1 — and with A_2 — gives purple flower-colour; in itself inactive.
- (3) I : yellow cotyledon-colour; i stands for green.
- (4) R : smooth seed-surface as opposed to r : wrinkled (cotyledon-characteristic).
- (5) Fa : normal stem, flowers axillary as opposed to fa : fasciated stem, inflorescence umbellate.
- (6) Bl : groundfactor for bloom on nearly all vegetative parts of the plant; in itself giving little bloom.
- (7) W : together with Bl yields much bloom ("glaucous"); in itself inactive.
- (8) If' : intermediate flowering-time as opposed to if' : early flowering-time.
- (9) Lf' : retards flowering-time, produced by If' ; in itself inactive.
- (10) \underline{Sn}_1 : intermediate value for node-number as opposed to sn_1 : low value.
- (11) \underline{Sn}_2 : increases the value for node-number, caused by Sn_1 ; in itself inactive.
- (12) Gp : green pod-colour; gp stands for yellow. Green or yellow will only be apparent when P_1 and/or A_1 are absent.
- (13) P_1 : together with A_1 and Gp : violet pod colour; together with A_1 and without Gp : red pod-colour. P_1 is only active when A_1 is present.
- (14) Cp : straight pod-form as opposed to cp : curved pod-form. Dominance of Cp over cp is incomplete.
- (15) Bt : blunt pod-apex; bt stands for acute apex.
- (16) P : groundfactor for membrane in the pod; in itself yielding a thin membrane. When P is absent there is no membrane.
- (17) V : together with P gives a thick membrane; in itself inactive.
- (18) N : thin pod-wall as opposed to n : thick pod-wall.

The factors Cp and N are described for the first time. The action ascribed to A_1 (as to pod-colour), Bl , W , Gp , P_1 , P and V is different from the action ascribed to these factors by other authors. This is also true for If' , Lf' , \underline{Sn}_1 , \underline{Sn}_2 , although it is difficult to ascertain the identity of these factors with factors, described by other investigators.

3. So far as the varietal characteristics were involved in crosses, their genetic formulae have been stated on p. 31.

4. From a comparison of the action of the factors A_1 and B , $I\bar{f}'$ and $L\bar{f}'$, \underline{Sn}_1 and \underline{Sn}_2 , \underline{Bl} and W , A_1 and P_1 , P and V , we see, in all these six cases, much analogy, namely a "groundfactor", giving in itself a definite effect, and a "second factor" which strengthens the effect of the groundfactor, being active only in case the groundfactor be present.
5. Following results were obtained regarding the interrelation of the factors in question:
 - (1) Independent inheritance was found between: $A_1-\underline{Fa}-P-V$; $A_1-[B-\underline{Bt}-\underline{Cp}]^1$; $I\bar{f}'-L\bar{f}'$; $\underline{Sn}_1-\underline{Sn}_2$; $I-W$; $A_1-P_1-P-V-G\bar{p}$; $A_1-P_1-V-[G\bar{p}-\underline{Cp}-N]^1$.
 - (2) Linkage is evident between:
 $B-V$; $B-\underline{Bt}-\underline{Cp}$; $I\bar{f}'-\underline{Sn}_1$; $G\bar{p}-\underline{Cp}-N$.
 - (3) As to the groups $P_1-\underline{Cp}$ and $V-\underline{Cp}$ linkage is evident in one cross, whereas independent inheritance has been found in another.
 - (4) The relations P_1-V and P_1-N in cross 12 are not yet clear.
 - (5) Combining the linkages $B-V$, $B-\underline{Bt}-\underline{Cp}$ and $G\bar{p}-\underline{Cp}-N$ into one hypothetical group $B-V-\underline{Bt}-\underline{Cp}-G\bar{p}-N$ we expect a.o. linkage between $V-N$ and between $V-G\bar{p}$, but independent inheritance has been found.
 - (6) The linkage between $G\bar{p}$ and N shows a crossing-over percentage of about 50 % and therefore would escape observation, if not $G\bar{p}$ and N both showed linkage with regard to \underline{Cp} ; from the crossing-over-percentages of $G\bar{p}-\underline{Cp}$ and $\underline{Cp}-N$ the theoretical crossing-over-percentage of $G\bar{p}-N$ is computed to be 50 % which also agrees with expectation in case independent inheritance was expected.
6. The assumption is put forward that several cases of linkage in *Pisum* show so high a crossing-over-percentage that they don't manifest themselves clearly, which would account for the fact that relatively so few cases of linkage in *Pisum* have been found.
7. In the cases as mentioned sub 4 of this summary it is a striking fact to see that always the "groundfactor" and the "second factor" acting upon the same characteristic, are independently inherited. The linkage found between B and V and the doubtful relation P_1-V suggest the surmise of linkage between some of — if not all — the

¹⁾ Square brackets refer to a linked group.

"second factors". There is, however, no sufficient experimental proof as yet.

I take this opportunity to express my heartfelt thanks to Prof. A. M. SPRENGER for supplying me with the varieties used in these crosses, — to Prof. J. A. HONING for placing some trial-fields at my disposal and for reading and commenting upon the manuscript, — and to my beloved wife for her valuable technical help.

Wageningen, February 26th, 1925.

V. APPENDIX

THE TOTAL F₂-RESULTS OF THE CROSSES

Cross 1. *Pois turc* × *Groote grijze Reuzenpeul*

Characteristics studied.

	Pois turc	F ₁	Gr. gr. Reuzenpeul
flower-colour	white	purple	purple
stem-form	fasciated	normal	normal
pod-membrane	strong	strong	thin

Composition of F₂-generation of Cross 1.

characteristics			F ₂ -groups ¹⁾							total
flower-colour	stem-form	pod-membrane	1—1	1—2	1—3	1—4	1—5	1—6	1—7	
purple	normal	{ strong	38	32	35	45	47	38	18	253
		{ thin	9	9	14	9	17	7	9	74
	fasciated	{ strong	13	14	14	18	28	16	5	108
		{ thin	3	4	5	4	6	4	1	27
white	normal	{ strong	11	13	19	15	14	10	8	90
		{ thin	5	4	3	1	5	3	1	22
	fasciated	{ strong	3	4	3	6	4	6	4	30
		{ thin	1	0	1	0	3	2	1	8
total			83	80	94	98	124	86	47	612

¹⁾ Each group refers to the progeny of 1 F₁-plant.

Cross 2. Zuckererbse × Slierpeul

Characteristics studied.

	Zuckererbse	F ₁	Slierpeul
pod-colour	yellow	green	green

Composition of F₂-generation of Cross 2.

pod-colour	F ₂ -groups				total
	2—1	2—2	2—3	2—4	
green	44	47	37	35	163
yellow	18	11	14	15	58
total	62	58	51	50	221

Cross 3. Pois turc × Slierpeul

Characteristics studied.

	Pois turc	F ₁	Slierpeul
stem-form	fasciated	normal	normal
pod-membrane	strong	strong	absent

Composition of F₂-generation of Cross 3.

characteristics		F ₂ -groups										total
stem-form	pod-membrane	3—1	3—2	3—3	3—4	3—5	3—6	3—7	3—8	3—9	3—10	
normal	{ strong	19	21	17	16	20	18	19	21	22	13	186
	{ thin	9	4	6	6	6	3	7	6	8	4	59
	{ absent	9	3	6	10	10	11	5	7	3	11	75
fasciated	{ strong	1	7	6	9	4	8	7	5	10	12	69
	{ thin	1	3	0	1	4	1	1	0	0	3	14
	{ absent	3	6	4	1	0	1	3	1	3	2	24
	total	42	44	39	43	44	42	42	40	46	45	427

Cross 4. Lathyrusbloemige Capucijner × Groote grijze Reuzenpeul and reciprocal

Characteristics studied.

	Lath. bl. Cap.	F ₁	Gr. gr. Reuzenpeul
flower-colour	pink	purple	purple
pod-membrane	strong	strong	thin

Composition of F_2 -generation of Cross 4.

N.B. F_2 -groups 4-1 up to 4-8 refer to the cross as mentioned above; 4-9 up to 4-17 refer to the reciprocal.

	Characteristics				total
flower-colour	purple		pink		
pod-membrane	strong	thin	strong	thin	
F ₂ -groups					
4-1	35	8	2	1	46
4-2	26	13	10	0	49
4-3	41	15	11	0	67
4-4	33	15	8	4	60
4-5	22	16	10	1	49
4-6	31	8	14	3	56
4-7	36	13	7	1	57
4-8	29	11	8	4	52
total	253	99	70	14	436
4-9	11	4	7	2	24
4-10	8	3	9	0	20
4-11	35	15	12	1	63
4-12	13	1	4	0	18
4-13	42	12	17	3	74
4-14	20	10	12	1	43
4-15	34	12	14	4	64
4-16	36	8	12	2	58
4-17	28	3	10	3	44
total	227	68	97	16	408
Hence:					
4-1 up to 4-8	253	99	70	14	436
4-9 up to 4-17	227	68	97	16	408
grand total	480	167	167	30	844

Composition of F₃ generation of Cross 5.

flower-colour		Characteristics																		total	
		purple						pink						white							
		pod-form		straight		intermed.		curved		straight		intermed.		curved		straight		intermed.			curved
pod-apex		bl.	ac.	bl.	ac.	bl.	ac.	bl.	ac.	bl.	ac.	bl.	ac.	bl.	ac.	bl.	ac.	bl.	ac.	bl.	ac.
F ₃ -groups																					
5-1		2	0	2	0	2	1	1	2	2	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	1
5-2		10	2	13	3	1	2	2	4	2	0	6	0	1	1	0	7	0	0	1	6
5-3		12	2	22	5	2	4	2	4	2	0	8	0	2	3	3	15	1	2	3	3
5-4		9	2	3	3	1	5	1	2	3	1	2	3	1	2	4	1	8	0	0	3
5-5		10	0	4	2	2	2	3	1	0	4	1	0	1	0	1	1	4	0	0	2
5-6		6	1	14	3	2	6	0	0	3	0	3	0	2	1	0	4	0	0	2	2
5-7		8	0	14	1	3	2	2	0	0	5	0	0	0	1	2	0	4	0	2	1
5-8		1	0	9	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	1	0
5-9		5	1	19	0	3	2	4	0	5	2	0	2	0	2	3	0	10	3	1	7
total		63	8	100	17	16	29	11	2	34	5	7	12	15	2	58	4	8	25	4	416
5-10		2	0	7	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	2
5-11		7	0	18	3	0	4	5	0	8	0	1	1	1	4	7	5	2	4	2	20
5-12		4	0	5	1	1	4	0	0	1	0	1	1	1	4	2	0	5	0	1	67
5-13		1	1	6	2	2	4	0	0	6	1	0	2	2	0	3	2	5	0	1	30
5-14		10	1	21	8	2	5	1	0	5	1	0	2	3	1	0	3	2	0	1	32
5-15		2	0	16	3	1	3	3	0	3	0	3	0	1	0	5	3	1	1	1	73
5-16		2	1	13	3	4	2	0	0	3	2	2	1	0	0	8	1	0	2	0	44
5-17		4	0	17	1	2	2	4	0	1	1	1	1	0	0	5	1	1	2	0	42
5-18		7	0	13	3	2	4	0	0	1	1	1	1	1	3	1	0	5	1	5	44
5-19		1	0	10	2	0	1	1	0	5	0	0	1	0	1	1	0	3	2	0	42
total		40	3	126	27	14	28	11	1	35	8	8	17	14	0	49	14	12	17	0	30
Hence:																					
5-1 up to 5-9		63	8	100	17	16	29	11	2	34	5	7	12	15	2	58	4	8	25	4	416
5-10 up to 5-19		40	3	126	27	14	28	11	1	35	8	8	17	14	0	49	14	12	17	0	424
grand total		103	11	226	44	30	57	22	3	69	13	15	29	29	2	107	18	20	42	4	840

Cross 5. Krombekdoperwt × Lathyrusbloemige Capucijner and reciprocal

Characteristics studied.

	Krombekdoperwt	F ₁	Lath. bl. Cap.
flower-colour	white	purple	pink
pod-form	curved	straight to interm.	straight
pod-apex	acute	blunt	blunt

Composition of F₂-generation.

See p. 56. N.B. 5—1 up to 5—9 refer to the cross as mentioned above, 5—10 up to 5—19 refer to the reciprocal.

Cross 6. Bliss Abundance × Haarsteegsche

Characteristics studied.

	Bliss Abundance	F ₁	Haarsteegsche
flowering-time	late	intermediate	early
node-number	high	high	low

See p. 58 for F₂-composition.

Cross 9. Châtenay × Haarsteegsche

Characteristics studied.

	Châtenay	F ₁	Haarsteegsche
cotyledon-colour	yellow	yellow	green
bloom	emerald	glaucous	glaucous

Composition of F₂-generation of Cross 9.

(1) Cotyledon-colour.

Cotyledon- colour	F ₂ -groups											total
	9-1	9-2	9-3	9-4	9-5	9-6	9-7	9-8	9-9	9-10	9-11	
yellow	95	108	39	60	33	12	56	83	33	77	69	665
green	34	37	16	16	9	1	14	24	8	20	17	196
total	129	145	55	76	42	13	70	107	41	97	86	861

Composition of F_2 generation of Cross 6.

flowering- node- number	22/5	23/5	24/5	25/5	26/5	27/5	28/5	29/5	30/5	31/5	1/6	2/6	3/6	4/6	5/6	6/6	7/6	8/6	9/6	10/6
6																				2
7			1		1	3	1		1	2										6
8	1		2	1	1	2	2	5	2	2			1							19
9			3	3	8	5	4	3	2	3		2	1	1						35
10	3	3	8	8	10	9	8	8	4	5	4	2	1	1	2					76
11		3	2	8	13	11	12	7	4	11	7	6		2						86
12					1	2	5	10	7	17	10	3	4	5		2	1			70
13						2		7	7	21	28	23	25	5	5					118
14						2			3	8	12	18	23	12	1					79
15											3	5	4	3	2	1			1	19
16												1								1
	4	6	17	22	35	36	32	40	30	67	64	59	60	29	5	3	1			511

(2) Cotyledon-colour and bloom.

	F ₂ -groups											total
	9-1	9-2	9-3	9-4	9-5	9-6	9-7	9-8	9-9	9-10	9-11	
A. yellow cotyledons												
glaucous	33	27	14	17	18	3	13	25	8	15	15	188
emerald	8	13	3	2	3	3	0	5	3	6	13	59
total	41	40	17	19	21	6	13	30	11	21	28	247
B. green cotyledons												
glaucous	12	17	4	6	5	0	10	10	6	7	12	89
emerald	7	4	3	5	0	0	1	2	0	6	5	33
total	19	21	7	11	5	0	11	12	6	13	17	122

Cross 10. *Pois à cosse jaune* × *Pois à cosse violette*

Characteristics studied.

	P. à cosse jaune	F ₁	P. à cosse violette
flower-colour	white	purple	purple
pod-colour	yellow	violet	violet
pod-membrane	absent	strong	strong

Composition of F₂-generation of Cross 10.

Characteristics			F ₂ -groups		total
flower-colour	pod-colour	pod-membrane	10-1	10-2	
purple	violet	strong	34	33	67
		absent	13	9	22
	green	strong	19	9	28
		absent	4	2	6
	red	strong	7	7	14
		absent	4	3	7
	yellow	strong	6	1	7
		absent	1	2	3
white	green	strong	16	15	31
		absent	5	2	7
	yellow	strong	8	2	10
		absent	2	1	3
		total	119	86	205

Cross 11. Pois à cosse violette × *Pois à cosse rouge*

Characteristics studied.

	P. à cosse violette	F ₁	P. à cosse rouge
pod-colour	violet	violet	red

Composition of F₂-generation of Cross 11.

pod-colour	F ₂ -groups				total
	11—1	11—2	11—3	11—4	
violet	25	33	44	70	172
red	15	8	20	13	56
green	0	1	0	2	3
total	40	42	64	85	231

Cross 12. Reuzenboterpeul × *Pois à cosse violette*

Characteristics studied.

	Reuzenboterpeul	F ₁	Pois à cosse violette
flower-colour	white	purple	purple
pod-colour	green	violet	violet
pod-membrane	thin	strong	strong
pod-wall	thick	thin	thin
pod-form	curved	straight to interm.	straight

See p. 61 for F₂-composition.

Composition of F₂ generation of Cross 12.

characteristics				F ₂ -groups					total	
flower-colour	pod-colour	pod-membrane	pod-wall	pod-form	12-1	12-2	12-3	12-4		12-5
purple	violet	strong	{ thin thick }	{ straight curved }	23	22	32	44	28	149
				{ straight curved }	2	1	5	0	1	9
		thin	{ thin thick }	{ straight curved }	4	8	7	7	12	38
				{ straight curved }	6	2	2	2	4	16
				{ straight curved }	6	2	7	8	1	24
				{ straight curved }	2	3	0	1	3	9
				{ straight curved }	2	1	0	1	2	6
	green	strong	{ thin thick }	{ straight curved }	2	0	2	2	0	6
				{ straight curved }	0	5	4	7	5	21
		thin	{ thin thick }	{ straight curved }	1	0	2	0	1	4
				{ straight curved }	0	0	0	1	0	1
				{ straight curved }	2	2	2	3	5	14
				{ straight curved }	1	1	1	2	1	6
				{ straight curved }	0	2	1	0	1	4
— green	strong	{ thin thick }	{ straight curved }	4	0	0	0	0	4	
			{ straight curved }	12	14	6	14	1	57	
	thin	{ thin thick }	{ straight curved }	0	0	0	0	2	2	
			{ straight curved }	1	3	2	1	6	13	
			{ straight curved }	1	4	1	1	1	8	
			{ straight curved }	1	2	3	3	3	12	
			{ straight curved }	2	0	1	1	3	7	
white	strong	{ thin thick }	{ straight curved }	0	0	0	0	1	0	1
			{ straight curved }	0	2	1	3	0	6	
	thin	{ thin thick }	{ straight curved }	72	74	79	102	90	417	
			{ straight curved }	0	0	0	0	0	0	
			{ straight curved }	0	0	0	0	0	0	
			{ straight curved }	0	0	0	0	0	0	
			{ straight curved }	0	0	0	0	0	0	
			total	72	74	79	102	90	417	

Cross 13. *Pois à cosse jaune* × *Pois à cosse rouge*

Characteristics studied.

	P. à cosse jaune	F ₁	P. à cosse rouge
flower-colour	white	purple	purple
pod-colour	yellow	red	red
pod-membrane	absent	strong	strong

Composition of F₂-generation of Cross 13.

characteristics			F ₂ -groups					
flower-colour	pod-colour	pod-membrane	13-1	13-2	13-3	13-4	13-5	total
purple	red	{ strong	32	21	16	27	33	129
		{ absent	6	4	5	9	10	34
	yellow	{ strong	14	16	2	8	15	55
		{ absent	4	4	0	1	5	14
white	yellow	{ strong	17	9	7	7	7	47
		{ absent	5	1	0	3	7	16
		total	78	55	30	55	77	295

Cross 14. *Reuzenboterpeul* × *Pois à cosse rouge*

Characteristics studied.

	Reuzenboterpeul	F ₁	Pois à cosse rouge
flower-colour	white	purple	purple
pod-colour	green	violet	red
pod-membrane	thin	strong	strong
pod-wall	thick	thin	thin
pod-form	curved	straight to interm.	straight

Composition of F₂-generation of Cross 14.

Characteristics					F ₂ -groups						
flower-colour	pod-colour	pod-membrane	pod-wall	pod-form	14-1	14-2	14-3	14-4	14-5	14-6	total
purple	violet	strong	{ thin	{ straight	8	10	8	4	1	12	43
				{ curved	4	1	0	0	0	1	6
			{ thick	{ straight	5	3	2	0	0	1	11
		{ curved		0	0	1	0	0	3	4	
		{ thin	{ straight	4	1	3	0	0	4	12	
			{ curved	0	1	0	0	0	1	2	
	green		{ thick	{ straight	0	3	1	0	1	0	5
		{ curved		0	0	0	0	0	0	0	
		{ straight		6	3	3	1	2	3	18	
		{ strong	{ curved	0	0	0	0	0	0	0	
			{ thin	{ straight	0	0	0	0	1	0	1
				{ curved	0	0	1	2	0	2	5
purple	red	{ thick	{ straight	1	0	0	0	0	0	1	
			{ curved	0	0	0	0	1	0	1	
			{ straight	0	2	1	0	0	1	4	
		{ strong	{ curved	0	0	1	0	0	0	1	
			{ thin	{ straight	0	3	2	2	0	9	16
				{ curved	0	1	2	1	1	0	5
	yellow	{ thick	{ straight	0	1	0	1	0	1	3	
			{ curved	4	2	0	1	0	2	9	
			{ straight	0	0	2	1	0	3	6	
		{ thin	{ curved	0	0	0	0	0	1	1	
			{ straight	1	0	0	0	0	0	1	
			{ curved	1	0	0	0	0	1	2	
	{ strong	{ straight	0	2	1	0	1	1	5		
		{ curved	0	1	0	1	1	1	4		
		{ straight	0	2	0	0	0	0	2		
	{ thin	{ curved	1	0	0	1	0	0	2		
		{ straight	0	1	0	0	0	0	1		
		{ curved	0	1	0	0	0	0	1		
	{ strong	{ straight	0	0	0	0	0	0	0		
		{ curved	0	1	0	0	0	0	1		
		{ straight	0	1	0	0	0	0	1		
	{ thin	{ curved	0	1	0	0	0	0	1		
		{ straight	0	0	0	0	0	0	0		
		{ curved	0	1	0	0	0	0	1		

F₂ of Cross 14. — *continued*.

Characteristics					F ₂ -groups						
flower-colour	pod-colour	pod-membrane	pod-wall	pod-from	14-1	14-2	14-3	14-4	14-5	14-6	total
white	green	strong	thin	straight	6	3	7	2	1	9	28
				curved	0	0	1	0	0	1	2
			thick	straight	1	1	0	0	2	1	5
				curved	0	0	1	1	0	0	2
		thin	thin	straight	1	2	0	0	1	3	7
				curved	0	0	0	0	0	1	1
			thick	straight	1	2	0	0	0	1	4
				curved	0	0	1	0	0	0	1
	yellow	strong	thin	straight	3	0	2	0	0	3	8
				curved	0	0	0	1	1	1	3
			thick	straight	0	0	0	0	0	0	0
				curved	0	0	1	0	0	1	2
		thin	thin	straight	0	0	0	0	0	0	0
				curved	0	0	1	0	0	0	1
			thick	straight	0	0	0	0	0	0	0
				curved	0	0	0	0	0	0	0
			total		47	47	42	19	14	68	237

OVER DE ERFELIJKHEID VAN DE OOGKLEUR ¹⁾

door G. P. FRETS. (Maasoord, Poortugaal)

Het menschenmateriaal, waarbij ik mijn onderzoekingen over de erfelijkheid van den hoofdvorm verricht heb, bevat tevens gegevens over de oogkleur. Daarmee houd ik mij thans bezig en zoo zou ik hier over de erfelijkheid van de oogkleur een eerste mededeeling willen doen.

Het vaststellen van de oogkleur biedt groote moeilijkheden. Terwijl men, beginnende met het onderzoek van de oogkleur den indruk heeft, dat het meten van de hoofdlenkte en de hoofdbreedte moeilijker is dan het kijken naar de oogkleur, komt men vlug tot het inzicht, dat het laatste veel moeilijker is.

Voor het verzamelen van het materiaal volgt men twee wegen. Of men zendt vragenlijsten uit, hetzij direct aan de betrokken personen, hetzij indirect door middel van medewerkers, fieldworkers, artsen of onderwijzers, of men verzamelt zijn materiaal zelf door eigen waarneming.

In het eerste geval zal men wel altijd gebruik maken van de vergelijking met een aantal standaardkleuren.

In het tweede geval kan men van ieder geval de oogkleur op zichzelf beschrijven. Dit is een groot voordeel, omdat het waarnemen van de oogkleur zoo moeilijk is. Langs dezen tweeden weg krijgt men m.i. het meest waardevolle materiaal voor dit erfelijkheidsonderzoek.

Ik sta met de bewerking van mijn materiaal nog aan het begin en kan dus nog slechts over enkele punten iets mededeelen.

Als men voor ieder geval de oogkleur beschrijft, zooals men ze waarneemt, bemerkt men eerst recht, hoeveel nuances van oogkleur en verschillen in de verspreiding van de oogkleur er zijn. Aan het materiaal moet worden vervolgd, welke verschillende oogkleuren bij de erfelijk-

¹ Voordracht gehouden op het Natuur- en Geneeskundig Congres te Groningen, April 1925.

heid zich voordoen en waarmee we die oogkleuren in verbinding kunnen brengen, als we de microscopische anatomie van de iris bestudeeren. Ook de verbreiding van de oogkleur over de iris en de erfelijkheid van vlekjes oogkleur moet worden nagegaan. Verder de bouw van de iris, dus het irispatroon, in verband met de oogkleur. Ook correlaties van sekse en oogkleur, oogziekten en oogkleur, zenuwziekte en oogkleur moeten worden onderzocht.

Ter verklaring van de erfelijkheid van de oogkleur gaat men bij mendelistische onderzoeken algemeen uit van de blauwe oogkleur en stelt daar alle oogen met niet-blauwe kleur, dus alle tinten van bruin, tegenover. Blauw is recessief, niet-blauw is dominant. Een oog is blauw, als er in het irisstroma geen pigment is. De blauwe oogkleur is afhankelijk van het pigment in het achterste gedeelte van de iris, dat tot de retina behoort, en dus retinaal pigment is.

Mijn materiaal heb ik verzameld met Rotterdam als centrum. Onder 2204 vrouwen vind ik er 422 met blauwe oogen, d.i. 19.1 % en onder 1712 mannen zijn er 390 met blauwe oogen, d.i. 22.8 %. BOLK (1908, blz. 135) geeft voor Z.-Holland 39 % blauwoogigen en 29.9 % grijs oogigen, tezamen 68.9 % licht oogigen op. Ik vind een laag percentage blauwoogigen, omdat ik ieder oog, dat ook maar een spoor geel bevat, als niet-blauwoogig aanmerk.

In mijn materiaal zijn dus onder de vrouwen iets minder blauwoogigen dan onder de mannen. Deze bevinding is in overeenstemming met die van DE CANDOLLE (1884), VAN WINGE (1922) e.a.

DE CANDOLLE vindt in zijn materiaal onder 1552 mannelijke personen er 45 % met bruine oogen en onder 1418 vrouwelijke 49.1 %. DE CANDOLLE doet ook nog mededeelingen uit de litteratuur. In een totaal van 3618 mannelijke personen vindt hij er 41.6 % met bruine oogen en in een totaal van 3120 vrouwelijke 44.2 %; d.i. een verschil van 2 %.

Uit het materiaal van GALTON (1889, Tab. XV), heb ik berekend, dat dit onder de mannen 25.4 % bruinoogigen en onder de vrouwen 26.9 % bruinoogigen bevat; onder de mannen 32.2 % blauwoogigen en onder de vrouwen 29.3 %. Uit hunne bewerkingen van GALTON's materiaal besluiten PEARSON en LEE (1901) ook, dat de gemiddelde oogkleur van den man belangrijk lichter is dan van de vrouw.

WINGE vermeldt de onderzoeken van S. HANSEN (1909). HANSEN vindt voor jongens en meisjes van 6—14 jaar in Denemarken van de

jongens er 37.2 % met bruine oogen en van de meisjes 37.9 %. LUNDBORG (1920) stelt het percentage bruinoogigen onder de vrouwen 1.5 % hooger dan onder de mannen. BRYN (1920) vindt voor zijn materiaal van 834 personen uit Noorwegen onder vrouwen meer dan 10 % meer bruinoogigen dan onder mannen. Ook LENZ (1920) haalt uit de litteratuur dergelijke voorbeelden aan.

Het aantal families, waar beide ouders blauwe oogen hebben, is in mijn materiaal klein. Ik beschik over 14 families met 25 dochters en 16 zoons. In al deze gevallen zijn alle kinderen blauwoogig. Er is geen geval in mijn materiaal, waar beide ouders blauwe oogen hebben en er onder de kinderen zijn met niet-blauwe oogen.

Bij deze vraag, of er families voorkomen, waar beide ouders blauwoogig zijn en er onder de kinderen niet-blauwoogige zijn, die zoo belangrijk is in verband met de aangenomen recessiviteit van de blauwe oogkleur, zou ik hier in de eerste plaats willen stil staan.

In de voor-mendelistische litteratuur vindt men wel dergelijke gevallen meegedeeld. DE CANDOLLE vindt onder 357 kinderen van ouders die beide blauwoogig zijn, er 23 met bruine oogen, d.i. in 6.4 % van het aantal. Ook in het materiaal van GALTON komen families voor, waar de beide ouders blauwe oogen hebben, terwijl er onder de kinderen zijn met niet-blauwe oogen. PEARSON heeft deze families aangevoerd in zijn kritiek op de mendelistische erfelijkheid (1903).

DE CANDOLLE vereenigt grijze, blauwgrijze en blauwe oogen in één enkele groep van blauwe oogen. GALTON omvat in de groep lichte oogen, lichtblauw, blauw, donkerblauw, grijs en blauwgroen.

Het is duidelijk, dat er onder de ouders met blauwe oogen uit het materiaal van DE CANDOLLE en van GALTON kunnen zijn, die volgens de definitie voor blauwe oogen, welke we thans aanwenden, niet-blauwe oogen hebben.

Onderzoekers, die zich bij hun onderzoekingen over de erfelijkheid van de oogkleur op mendelistischen grondslag stellen en gevallen van blauwoogige ouders met ook niet-blauwoogige kinderen vermelden, zijn GROSS (1920), BRYN (1920) en WINGE (1922). Daarentegen hebben HURST (1907) en DAVENPORT (1907) niet dergelijke gevallen in hun materiaal aangetroffen; evenmin WAARDENBURG (1913).

GROSS doet mededeeling van een familie, waarvan hij 3 generaties beschrijft en waarvan in een huwelijk beide ouders blauwe oogen hebben, terwijl van vijf kinderen er vier blauwe oogen hebben en één bruin.

Wat dit geval voor mij minder zeker maakt, is de volgende opmerking van GROSS. Hij schrijft (S. 167) „Insbesondere ist interessant, dass in der III. Generation das mit Stern bezeichnete Glied in dem mir zuerst vorliegenden wirklichen Stammbaum irrthümlicherweise mit braunen Augen und braunen Haaren eingetragen war, da kleine versprengte Pigmentfleckchen — möglicherweise durch den Faktor F bedingt — in der Iris vorhanden sind, während der hypothetische Stammbaum die Verhältnisse richtig wiedergegeben hat.” GROSS vat dus als blauwe oogen ook die oogen op, welke kleine verspreid liggende pigmentvlekjes hebben. Verder vermeldt GROSS ook niet, wie de verschillende leden van de familie in de 3 generaties hebben waargenomen. Verschillende leden zijn reeds overleden.

Voor het oplossen van de vraag over de erfelijkheid van de blauwe oogkleur is het noodig, dat men overeenkomt, wat men heeft te verstaan onder blauwe oogen. En dan meen ik, dat we, evenals HURST en DAVENPORT, moeten zeggen: blauwe oogen zijn die oogen, die geen pigment in het irisstroma bevatten. Alle oogen, waarbij we ook maar een spoor niet-blauwe kleur aantreffen, — gele, oranje, of bruine vlekjes, en blauwgele tint —, zijn, meen ik, niet-blauwe oogen. Dit is een heel moeilijke punt, een groote moeilijkheid van het onderzoeksobject. Onder omstandigheden blijft men er over in twijfel, of men met een blauw oog te doen heeft dan wel met een blauw oog met een spoor geel. W. H. COX, die in 1911 op het natuur- en geneeskundig congres in Groningen over hetzelfde onderwerp heeft gesproken, heeft uitvoerig bij de moeilijkheid van de bepaling der oogkleur stilgestaan en ook de indeeling van BERTILLON (1893) vermeld.

Ik zou het geval van GROSS dus voorloopig niet willen aanvaarden. We komen dadelijk op zijn duiding terug.

BRYN vermeldt (1920) drie gevallen. BRYN is zoo welwillend geweest mij eenige jaren geleden (1921) op mijn verzoek mee te deelen, dat in zijn gevallen beide ouders geheel blauwe oogen hadden, zonder geel of bruin pigment. Ik hecht daarom zoo aan de zekerheid der waarneming, omdat zooals gezegd, ik in mijn materiaal geen dergelijke gevallen heb; wel heb ik enkele gevallen, waar beide ouders, of een van de ouders, slechts een spoor pigment hebben en waar ik eerst na herhaalde waarneming zekerheid over de oogkleur kreeg.

Kort geleden bracht Coll. WAARDENBURG uit Arnhem mij in kennis met een dergelijk geval, dat ik hier meedeel, om U te laten zien, dat het

gaat om kleine verschillen en waarover zekerheid moet komen, hoe deze moeten worden opgevat. De vader heeft hier in één oog een klein bruin vlekje, van de moeder zijn beide oogen zuiver blauw. Er zijn negen kinderen, die geen van allen zuiver blauwe oogen hebben. De kinderen zijn 10—28 jaar oud. De oogkleur wisselt van blauw met oranje tot blauw met spoor geel; bij één dochter is de pigmentatie onzeker. Coll. WAARDENBURG en ik deden deze waarnemingen tezamen. Bovendien beschikt WAARDENBURG nog over aantekeningen van enkele jaren geleden, die wezenlijk met onze waarnemingen van thans overeenstemmen. Bij een van de kinderen kan men onzeker zijn over de waarneming, bij twee andere over de beteekenis van het spoor geligheid, dat men aantreft. De duiding van de oogkleur van den vader moet aan de hand van meer materiaal gebeuren. Ik meen, dat men dit geval moet opvatten als een geval van dominantie van de factor, die bruin-geel geeft over haar afwezigheid, waarbij het oog blauw is.

Wat het karakter van de gevallen van BRYN en ook van WINGE betreft, vast is al komen te staan, dat er onder de kinderen niet voorkomen met bruine oogen zonder meer. BRYN zegt (p. 192): the double (duplex) eyes of the children were in all of them of a certain type. They were blue in the periphery, but with a well-defined and intensely coloured brown ring all round the pupil.

WINGE (1922), die zijn materiaal niet zelf waarnam, heeft in de groep blauw \times blauw 625 blauwoogige en 12 bruinoogige kinderen, d.i. 2 %. Deze totaal 12 bruinoogige kinderen vindt hij in acht families. Na eigen na-onderzoek meent WINGE, dat men hier niet alleen met waarnemingsfouten te doen heeft. WINGE denkt aan een onderdrukkingsfactor voor de bruine kleur. Men vindt wel één oog bruin en het andere blauw, of een bruine sector. Ook vindt WINGE in enkele van zijn gevallen oogafwijkingen. In een geval vermeldt WINGE de bijzonderheden van de bruine oogkleur. Van één dochter bevatte de iris een onmiskenbaar geelbruin pigment; bij de andere bevindt zich dicht om de pupil een samenhangende ring geelbruin pigment en enkele geelbruine vlekjes. Deze beschrijving brengt deze oogen ook binnen de omschrijving, die BRYN geeft.

WINGE vermeldt, dat de laatstgenoemde vrouw huwde met een man met blauwe oogen en 6 kinderen heeft, een dochter en vijf zoons, die alle blauwoogig zijn. Hier zou men ook weer den waarnemer willen kennen en ook de leeftijd van de kinderen op het oogenblik der waarneming.

Nadat ik met het geval van Collega WAARDENBURG had kennis gemaakt, heb ik nogeens aan BRYN geschreven, of hij aan zijn waarneming vasthoudt. Hij schrijft (1925): I am quite sure that the parents in my cases had quite blue eyes. En dan verder: But I think there can be brown pigment, which is quite impossible to be seen, also in the most blue eyes. That is insisted on by VIRCHOW."

Hier blijkt dus weer de gebrekkigheid van de oogkleur als onderzoeksobject en ik geloof ook, dat we in deze richting de oplossing moeten aanvaarden. Het is daarbij mogelijk, dat de eene onderzoeker nog pigment waarneemt, waar dit door een tweeden niet gezien wordt; de goede belichting is hierbij vooral van belang. Wat mij doet meenen, dat er onder de drie gevallen van BRIJN en de acht gevallen van WINGE nog wel eenige zullen zijn, die niet tot de groep blauw \times blauw behooren, is de bizonderheid, dat BRYN en WINGE voor de groep bruin \times blauw niet vermelden, dat daarbij gevallen zijn, waar de oogen van een van de ouders slechts een spoor geel bevatten. In mijn materiaal zijn enkele gevallen, waar één van de ouders een spoor geel heeft, en géén van de kinderen blauwe oogen hebben, ook waar dan eenige kinderen blauwe oogen hebben en de andere meer of minder veel ander pigment, geel tot oranje, (1 : 1). Ook heb ik gevallen, waar beide ouders een spoor geel in de oogkleur hebben en de kinderen blauwe en niet-blauwe oogen hebben (1 : 3). Ik geef hier eenige voorbeelden van dergelijke families. In de eerste plaats zijn er families, waar beide ouders en alle kinderen een weinig geel in de oogkleur hebben.

I. 1. Geel \times geel = alle geel b.v.

fam. 23. Ouders en 4 kinderen. Moeder: blauw en gelig, licht; om de pupil grijs en geel. Vader: blauwgrijs en om de pupil spoor geel.

Vier dochters, 14—23 jaar.

1. lichtblauw en spoor gelig.
2. staalblauw, grijs en geel, wit en geel.
3. staalblauw, grijs en wat gelig.
4. lichtblauw grijs, duidelijk diffuus iets geel; wit en géel.

Een dergelijke familie is fam. 234 met 3 dochters en 1 zoon.

fam. 287. Ouders en negen kinderen, 2 grootouders.

Moeder: lichtblauw geel, een enkel diffuus vlekje, om de pupil grijs met geel en oranje. Ouders van moeder: Moeder: donkerblauw met een enkel bruingeel vlekje, om de pupil grijs en bruingeel. Vader: blauw met een enkel vlekje en om de pupil, grijs, wit en een enkel geel streepje

of puntje. Een zuster van de moeder heeft donkerblauwe oogen, evenals een zuster, beide zonder ander pigment.

Vader staalblauw, met een enkel klein vlekje; om de pupil donkergrijs en gelig. Broer van vader, blauwgrijs en gelig, enkele vlekjes.

Negen kinderen van 21—0.5 jaar.

dochter, blauwgrijs met iets geel.

dochter, donkerblauw, rechts één bruin stipje, om de pupil geelwit.

zoon, blauwgeel, om de pupil grijs en geel.

zoon, blauwgrijsgeel, om de pupil bruingeelgrijs.

dochter, blauw om de pupil grijs en oranjegeel.

dochter, blauwgrijs, om de pupil grijs, geel en wit.

dochter, blauwgeel, om de pupil grijs, geel en oranje.

zoon, blauw, iets brons, om de pupil wit en gelig.

zoon, blauw, enkele vlekjes.

Nog zoo'n familie is fam. 284, ouders en 9 kinderen. 27—14 jaar

Moeder, blauwgrijs, rechts een enkel pigmentvlekje, om de pupil grijs en onregelmatig wit.

Vader, lichtblauw en gele stippen, om de pupil wit en spoor geel.

dochter, blauwgeel, om de pupil iets geelgrijs en enkel bruingeel vlekje.

dochter, blauw en iets gelig, om de pupil grijs en diffuus wit.

zoon, blauw, om de pupil grijs en oranjegeel.

zoon, lichtgeelblauw, om de pupil grijsblauw, geel en wit.

dochter, blauw, spoor geel, om de pupil grijs en wit.

dochter, blauwgrijs en spoor geel, om de pupil blauwgrijs en diffuus geel.

zoon, blauw en gele stippen, om de pupil blauwgrijs.

dochter, lichtgroenblauw en diffuus geel, één bruin puntje rechts, om de pupil grijs en diffuus geel.

zoon, blauwgeel, om de pupil grijs en diffuus oranjegeel en geelwit.

In deze familie hebben de kinderen geel en oranje in de oogkleur.

I. 2. Als voorbeeld van een familie, waar beide ouders slechts weinig gele kleur in de iris hebben, terwijl er onder de kinderen ook zijn met blauwe oogen, vermeld ik

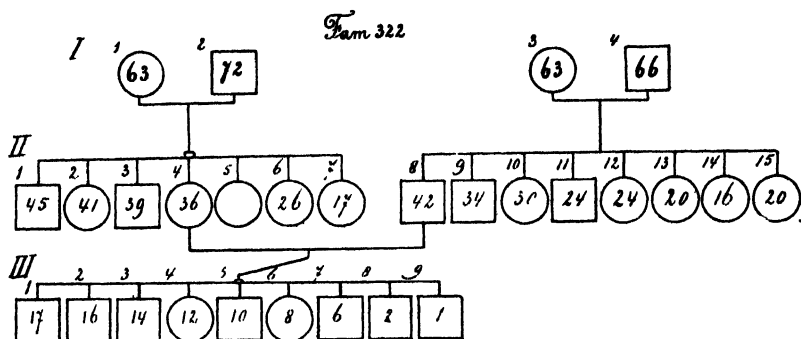
fam. 322. Ouders en 8 kinderen, 36—13 jaar. (Fig. 1). Moeder, lichtblauw met links beneden gele sector, om de pupil wit en iets gelig.

Vader, blauw; om de linker pupil onzeker diffuus geelwit.

8 kinderen. 36—13 jaar.

dochter, geelblauw, geel en wit.

zoon, blauw, om de pupil wit, duidelijk links enkel geel streepje (op de plaats, waar de gele band is bij de moeder).



zoon, blauw, om de pupil grijs en wit.

dochter, lichtblauw grijsgeel, om de pupil vaal grijs en grijsgeel.

zoon, blauwgeel, om de pupil geel en grijs.

dochter, blauw, blauwe vlekjes, onzeker geel.

dochter, lichtgrijs blauw, geel en wit.

dochter, lichtblauw, om de pupil wit.

Van de kinderen hebben er dus vijf, twee zoons en drie dochters een geringe hoeveelheid gelige kleur, twee kinderen, een zoon en een dochter hebben blauwe oogen en van een dochter is het onzeker of er een spoor geel is.

Een dergelijke familie is fam. 328b, ouders en 5 kinderen van 11—4 jaar.

Moeder, gelig blauw, een pigmentstipje links, om de pupil wit en gelig.

Vader blauwgrijs, één uiterst fijn pigmentstipje rechts en diffuus bruingele sector of band links, om de pupil grijs en wit.

zoon, blauw, om de pupil grijs en geel.

zoon, blauw, om de pupil grijs en wit en misschien spoorgeel.

zoon, blauw, om de pupil grijsblauw en wit.

dochter, blauw, en spoor geel, om de pupil wit en spoorgeel.

zoon, lichtblauw en misschien spoorgeel, om de pupil blauwgrijs en wit.

Van vijf kinderen, heeft er dus één blauwe oogen, twee kinderen hebben, ook geel en twee andere hebben waarschijnlijk iets geel.

Evenzoo fam. 153, ouders en zeven kinderen, waarvan één met blauwe oogen en fam. 381, ouders en acht volwassen kinderen, waarvan ook één met blauwe oogen. Ook nog fam. 322b (Fig. 1, blz. 72), ouders en zes volwassen kinderen, waarvan vier met blauwe oogen.

II. Onder families, waar één van de ouders blauwe oogen heeft en de andere een spoor gele kleur, zijn er, waar alle kinderen min of meer gelig gekleurde oogen hebben en ook, waar er onder de kinderen zijn met

blauwe oogen en met gelig gepigmenteerde oogen. Van beide groepen noem ik een enkel voorbeeld.

II. 1. Fam. 383. Ouders en 9 kinderen. 28—10 jaar.

Moeder, blauw, om de pupil grijs en wit.

Vader, blauw, links één bruingeel vlekje, om de pupil grijs en wit.

zoon, blauw, iets blauwgeel, blauwgeelgroen, om de pupil grijs en oranje.

zoon, blauw, om de pupil oranjegeel. (obs. Dr. W.).

zoon, blauw, om de pupil, oranje en wit.

dochter, blauw, om de pupil, oranje en wit.

dochter, blauw, om de pupil, wit en bruingeel, rechts 'n fijn bruingeel puntje.

dochter, blauw, om de pupil, wit en oranje, links sterker dan rechts.

dochter, blauw, om de pupil wit, misschien links nasaal gelige vlek, in wit.

dochter, blauw, om de pupil, wit en spoor gelig, veel wit.

zoon, blauw, om de pupil wit en spoor gelig, ook moeielijk te beslissen, of hier geel is.

Hier heeft de vader één bruingeel vlekje in één van de oogen, de moeder heeft blauwe oogen en alle negen kinderen hebben geel of oranje gekleurde oogen (waarvan één dochter onzeker en twee kinderen 'n spoor). Dit is het geval van Dr. WAARDENBURG (blz. 68).

II. 2. Fam. 204. Ouders en 12 kinderen. 27—5 jaar.

Moeder, grijsblauw, om de pupil in grijs 2 diffuse kleine gele vlekjes, rechts duidelijker dan links.

Vader, blauw, om de pupil, grijs en witte karteling.

zoon, blauw, om de pupil, rechts misschien spoor geelgrijs.

zoon, blauw, om de pupil, grijs en wit.

dochter, lichtblauw en enkel bruin puntje rechts.

zoon, lichtblauw, om de pupil grijs.

dochter, lichtblauw, links een bruin puntje.

dochter, lichtblauw, om de pupil grijs.

zoon, blauw, om de pupil grijs.

zoon, blauw, om de pupil grijs.

zoon, blauw, iets gelig, om de pupil geel.

dochter, blauwgrijs, een enkel diffuus vlekje rechts en geel randje links.

dochter, blauw, om de pupil, grijs en wit gekarteld.

zoon, blauw, om de pupil, grijs, gelig en wit gelig.

Van de 12 kinderen hebben 4 zoons en 2 dochters blauwe oogen en 3 zoons, en 3 dochters hebben een niet-blauwe oogkleur, geel of 'n bruin puntje.

Een tweede voorbeeld is fam. 322a. (Fig. 1, blz. 72). Ouders en negen kinderen van 17—1 jr.

Moeder, donkerblauw en grijsblauw.

Vader, blauw en links beneden kleine gele band.

zoon, blauw en wit.

zoon, blauw en grijsblauw.

zoon, blauw en geel gekarteld.

dochter, blauwgrijsvaal en vaalwit.

zoon, blauwgrijs en donkergrijs, diffuus wit.

dochter, blauw en wit.

zoon (6 jr.), blauwgrijs en wit.

zoon (2 jr.) blauw en wit.

zoon (1 jr.), donkerblauw en wit.

Van negen kinderen heeft hier alleen de derde zoon duidelijk geel pigment. Of er onder eenige van de andere kinderen nog geel voor den dag zal komen, is mogelijk. Van de ouders had alleen de vader geel pigment, als een smalle band in het linker oog (evenals zijn moeder, zie fam. 322, blz. 72).

Ik meen, dat we, in aansluiting aan HURST, en op grond van het tot dusver bekend geworden materiaal, moeten aannemen, dat als beide ouders blauwe oogen hebben, ook alle kinderen blauwe oogen hebben, en dat de blauwe oogkleur berust op de afwezigheid van één factor, dus de blauwe oogkleur recessief is.

Daartegenover staat de opvatting van GROSS en van WINGE.

Als we het schema van GROSS uitwerken, dan vinden we:

Er is een factor P voor kleur (grondfactor).

en een factor F voor bruin (resp. oranje, geel). Dan zijn mogelijk:

1. PPFF	} bruin.	5. ppFF	} blauw
2. PPFf		6. ppFf	
3. PpFF		7. PPff	
4. PpFf		8. Ppff	
		9. ppff	

Er zijn dan verder de volgende kruisingen mogelijk.

I. 1. PPFF × PPFF = PPFF, alle bruin.	} bruin × bruin
2. PPFF × PPFf = PPFF + PPFf, alle bruin.	
3. PPFF × PpFF = PPFF + PpFF, alle bruin	
4. PPFF × PpFf = PPFF + PpFF + PPFF + [PPFf, alle bruin]	

5.	$PPFF \times ppFF = PpFF$, alle bruin	} bruin × blauw
6.	$PPFF \times ppFf = PpFF + PpFf$, alle bruin	
7.	$PPFF \times PPff = PPff$, alle bruin	
8.	$PPFF \times Ppff = PPff + PpFf$, alle bruin	
9.	$PPFF \times ppff = PpFf$, alle bruin	
II.	1. $PPFf \times PPFF = PPFF + PPFf$, alle bruin	} bruin × bruin
	2. $PPFf \times PPFf = PPFF + 2 PPFf + PPff$, 3 bruin en 1 blauw	
	3. $PPFf \times PpFF = PPFF + PpFF + PPFf + PPff$, alle bruin	
	4. $PPFf \times PpFf = PPFF + 2 PPFf + PPff + PpFF + 2 PpFf + Ppff$, 3 bruin en 1 blauw	
	5. $PPFf \times ppFF = PpFF + PpFf$, alle bruin	
	6. $PPFf \times ppFf = PpFF + 2 PpFf + Ppff$, 3 bruin en 1 blauw	} bruin × blauw
	7. $PPFf \times PPff = PPff + PPFf$, blauw en bruin $= 1 : 1$	
	8. $PPFf \times Ppff = PPff + PpFf + PPff + Ppff$, blauw en bruin $= 1 : 1$	
	9. $PPFf \times ppff = PpFf + Ppff$, blauw en bruin $= 1 : 1$	
III.	1. $PpFF \times PPFF = PPFF + PpFF$, alle bruin	} bruin × bruin
	2. $PpFF \times PPFf = PPFF + PpFF + PPFf + PpFf$, alle bruin	
	3. $PpFF \times PpFF = PPFF + 2 PpFF + ppFF$, 3 bruin en 1 blauw	
	4. $PpFF \times PpFf = PPFF + 2 PpFF + ppFF + PPFf + 2 PpFf + ppFF$, 3 bruin en 1 blauw	
	5. $PpFF \times ppFF = PpFF + ppFF$, bruin en blauw $= 1 : 1$	
	6. $PpFF \times ppFf = PpFF + ppFF + PpFf + ppff$, bruin en blauw $= 1 : 1$	} bruin × blauw
	7. $PpFF \times PPff = PpFf + PPFf$, alle bruin	
	8. $PpFF \times Ppff = PPFf + 2 PpFf + ppFf$, 3 bruin en 1 blauw.	
	9. $PpFF \times ppff = PpFf + Ppff$, bruin en blauw $= 1 : 1$	

- IV. 1. $PpFf \times PPFF = PPFF + PpFF + PPff + PpFf$, alle bruin
2. $PpFf \times PPff = PPFF + 2 PPff + PPff + PpFF + 2 PpFf + Ppff$, 3 bruin en 1 blauw
3. $PpFf \times PpFF = PPFF + 2 PpFF + ppFF + PPff + 2 PpFf + ppFf$, 3 bruin en 1 blauw
4. $PpFf \times PpFf = 9 P \text{ en } F + 3 P \text{ en } f + 3 p \text{ en } F + p \text{ en } f$, 9 bruin en 7 blauw
5. $PpFf \times ppFF = PpFF + PpFf + ppFF + ppFf$, bruin en blauw = 1 : 1
6. $PpFf \times ppFf = PpFF + 2 PpFf + PpFf + ppFF + 2 ppFf + ppff$, 3 bruin en 5 blauw
7. $PpFf \times PPff = PPff + PPff + PpFf + Ppff$, blauw en bruin = 1 : 1
8. $PpFf \times Ppff = PPff + 2 PpFf + ppFf + PPff + 2 Ppff + ppff$, 3 bruin en 5 blauw
9. $PpFf \times ppff = PpFf + Ppff + ppFf + ppff$, 1 bruin en 3 blauw
- V. 1. $ppFF \times PPFF = PpFF$, alle bruin
2. $ppFF \times PPff = PpFF + PpFf$, alle bruin
3. $ppFF \times PpFF = PpFF + ppFF$, bruin en blauw = 1 : 1
4. $ppFF \times PpFf = PpFF + PpFf + ppFF + ppFf$, bruin en blauw 1 : 1
5. $ppFF \times ppFF = ppFF$, alle blauw
6. $ppFF \times ppFf = ppFF + ppFf$, alle blauw
7. $ppFF \times PPff = PpFf$, alle bruin
8. $ppFF \times Ppff = PpFf + ppFf$, bruin en blauw = 1 : 1
9. $ppFF \times ppff = ppFf$, alle blauw

- VI. 1. $ppFf \times PPFf = PpFF + PpFf$, alle bruin
 2. $ppFf \times PPFf = PpFF + 2PpFf + Ppff$, 3 bruin en 1 blauw
 3. $ppFf \times PpFF = PpFF + ppFF + PpFf + ppFf$, bruin en blauw = 1 : 1
 4. $ppFf \times PpFf = PpFF + 2 PpFf + Ppff + ppFF + 2 ppFf + ppff$, 3 bruin en 5 blauw
- } blauw
×
bruin
5. $ppFf \times ppFF = ppFF + ppFf$, alle blauw
 6. $ppFf \times ppFf = ppFF + 2 ppFf + ppff$, alle blauw
 7. $ppFf \times PPff = PpFf + Ppff$, bruin en blauw = 1 : 1
 8. $ppFf + Ppff = PpFf + Ppff + ppFf + ppff$, bruin en blauw = 1 : 3
 9. $ppFf \times ppff = ppFf + ppff$, alle blauw
- } blauw
×
blauw
- VII. 1. $PPff \times PPFf = PPFf$, alle bruin
 2. $PPff \times PPFf = PPFf + PPff$, bruin en blauw = 1 : 1
 3. $PPff \times PpFF = PPFf + PpFf$, alle bruin
 4. $PPff \times PpFf = PPFf + PpFf + PPff + Ppff$, bruin en blauw = 1 : 1
- } blauw
×
bruin
5. $PPff \times ppFF = PpFf$, alle bruin
 6. $PPff \times ppFf = PpFf + Ppff + ppFf + ppff$, bruin en blauw = 1 : 3
 7. $PPff \times PPff = PPff$, alle blauw
 8. $PPff \times Ppff = PPff + Ppff$, alle blauw
 9. $PPff \times ppff = Ppff$, alle blauw
- } blauw
×
blauw
- VIII. 1. $Ppff \times PPFf = PpFf + PPFf$, alle bruin
 2. $Ppff \times PPFf = PPFf + PpFf + PPff + Ppff$, bruin en blauw = 1 : 1
 3. $Ppff \times PpFF = PPFf + 2 PpFf + ppFf$, 3 bruin en 1 blauw
 4. $Ppff \times PpFf = PPFf + 2 PpFf + ppFf + PPff + 2 Ppff + ppff$, 3 bruin en 5 blauw
- } blauw
×
bruin

5. Ppff	×	ppFF	= PpFf + ppFf, bruin en blauw = 1 : 1	} blauw × blauw
6. Ppff	×	ppFf	= PpFf + Ppff + ppFf + ppff, bruin en blauw = 1 : 3	
7. Ppff	×	PPff	= PPff + Ppff, alle blauw	
8. Ppff	×	Ppff	= PPff + 2 Ppff + ppff, alle blauw	
9. Ppff	×	ppff	= Ppff + ppff, alle blauw	
IX.				
1. ppff	×	PPFF	= PpFf, alle bruin	} blauw × bruin
2. ppff	×	PPFf	= PpFf + Ppff, bruin en blauw = 1 : 1	
3. ppff	×	PpFF	= PpFf + ppFf, bruin en blauw = 1 : 1	
4. ppff	×	PpFf	= PpFf + Ppff + ppFf + ppff, bruin en blauw = 1 : 3	
5. ppff	×	ppFF	= ppFf, alle blauw	} blauw × blauw
6. ppff	×	ppFf	= ppFf + ppff, alle blauw	
7. ppff	×	PPff	= Ppff, alle blauw	
8. ppff	×	Ppff	= Ppff + ppff, alle blauw	
9. ppff	×	ppff	= ppff, alle blauw	

We kunnen deze 9 groepen van kruisingen als volgt samenvatten, waarbij we niet aangeven, hoe vaak ieder van de kruisingen vergeleken met de andere voorkomt. Ook houden we er geen rekening mee, dat b.v. de factor P bijna steeds aanwezig zou kunnen zijn (als PP).

Bruin × bruin	Alle bruin		I1, I2, I3, I4, II1, II3, III1, III2, IV1.
Bruin × bruin	Bruin en blauw	3 : 1	II2, II4, III3, III4, IV2, IV3.
		9 : 7	IV4.
Bruin × blauw	Alle bruin		I5, I6, I7, I8, I9, II5, III7.
	Bruin en blauw	3 : 1	II6, III8.
		1 : 1	II7, II8, II9, III5, III6, III9, IV5, IV7.
		3 : 5	IV6, IV8.
		1 : 3	IV9.

Blauw × bruin	Alle bruin		V1, V2, VI1, VII1, VII3, VIII1, IX1.
	Bruin en blauw	1 : 1	V3, V4, VI3, VII2, VII4, VIII2, IX2, IX3.
		3 : 1	VI2, VIII3.
		3 : 5	VI4, VIII4.
Blauw × blauw		1 : 3	IX4.
	Alle blauw		V5, V6, V9, VI5, VI6, VI9, VII7, VII8, VII9, VIII7, VIII8, VIII9, IX5, IX6, IX7, IX8, IX9.
	Bruin en blauw	1 : 1	V8, VI7, VIII5.
		1 : 3	VI8, VII6, VIII6.
	Alle bruin		V7, VII5.

Vergelijken we de volgens dit schema voorkomende kruisingen met het materiaal over de erfelijkheid van de oogkleur, dan blijkt het volgende. Volgens het schema zal, als in huwelijken van bruinoogige ouders ook blauwoogige kinderen voorkomen, dit meestal zijn, volgens de getalverhouding 3 : 1, eenmaal volgens de verhouding 9 : 7. Deze ééne kruising zal een statistisch resultaat wel bijna niet beïnvloeden. Hetzelfde geldt voor de kruising bruin × blauw, resp. blauw × bruin. Als er dan kinderen met bruine en met blauwe oogen voorkomen, zullen deze meestal voorkomen volgens de getalverhouding 1 : 1, tweemaal volgens de getalverhouding 3 : 1, eenmaal volgens de verhouding 1 : 3 en tweemaal volgens de verhouding 3 : 5. Hier zal het algemeene statistische resultaat 1 : 1 zijn. Wel zou zijn na te gaan, of bij families van deze kruising met veel kinderen, vaker de verhouding 1 : 3, resp. 3 : 1 gevonden wordt, dan de waarschijnlijkheidsberekening voor het resultaat van de monohybride kruising, 1 : 1, toelaat.

Ten slotte de kruising blauw × blauw. Hier vinden we van 25 kruisingen er 17, waarbij alle kinderen blauwe oogen hebben en 8, waar ook bruinoogige kinderen voorkomen. Een zoo groot aantal gevallen van ouders met blauwe oogen, die ook niet-blauwoogige kinderen hebben, wordt, meen ik, niet aangetroffen. Verder is het van veel belang, dat volgens dit schema een tweetal kruisingen, alléén bruinoogige kinderen leveren. Dergelijke families zijn ook niet bekend.

Men kan het schema meer in verband met de werkelijkheid brengen,

door aan te nemen, dat bijna steeds de grondfactor P aanwezig is, dat bruine oogen dus meestal zijn PPFF en PPFf, terwijl blauwe oogen zijn PPff. Als echter ppFf en Ppff voorkomen, zullen ook PpFf en daarmee de andere kruisingen van het schema kunnen voorkomen en zal men dus ook blauwoogige families moeten verwachten, met alléén-bruinoogige kinderen. Ik meen daarom, dat het schema, dat door GROSS gebruikt wordt voor de duiding, vooralsnog niet de grondslag kan zijn, waarop de erfelijkheid van de oogkleur kan worden geduid.

Het bezwaar dat tegen het schema van GROSS geldt, moet ook tegen de onderdrukkingfactor van WINGE worden aangevoerd. Er moeten dan meer families met andere getalverhoudingen worden verwacht dan het materiaal tot dusver bevat. HURST heeft voor zijn materiaal geen reden, om complementaire factoren aan te nemen.

WINGE's aanwijzing over de beteekenis van oogafwijkingen voor de oogkleur moet verder onderzocht worden. Het is mogelijk, dat bepaalde oogafwijkingen of andere eigenschappen van het oog kleuronderdrukkend resp. kleurbevorderend werken, of misschien ook, dat een factor voor dergelijke eigenschappen met de factor van oogkleur koppeling, vertoont.

Het tweede punt, dat we hier onder oogen willen zien, betreft het voorkomen van een hooger percentage bruine oogen bij vrouwen dan bij mannen. De verhouding wordt door verschillende onderzoekers zeer verschillend aangegeven. (p. 66).

LENZ (1920) en WINGE 1922 hebben dit verschijnsel door geslachtsgebonden erfelijkheid, willen duiden. Ook hier schijnt het mij noodig, om rekening er mee te houden, hoe de waarnemingen verricht zijn en zal het noodig zijn, om nieuw materiaal te verzamelen.

LENZ onderzoekt de mogelijkheid van eenvoudige geslachtsgebonden-dominante erfelijkheid en meent, dat de verschillende percentages er vaak door verklaard kunnen worden.

WINGE wijst in zijn materiaal op het verschil in uitkomsten van de kruising blauw \times bruin en de kruising bruin \times blauw, en werkt er een schema voor uit, waarbij hij behalve een gewoon allelomorphe paar erfactoren voor bruin en blauw nog een geslachtsgebonden paar aanneemt, terwijl bovendien bepaalde gameten bij de vrouw „geëlimineerd” worden. De theoretische verwachting volgens dit schema komt goed overeen met het gevonden resultaat. WINGE's schema past echter niet voor de reeds bekende waarnemingen van DE CANDOLLE. Mijn

waarnemingen heb ik op dezelfde wijze, als ik vroeger deed voor mijn hoofdafmetingenmateriaal, ook gegroepeerd volgens de kruising andere kleur \times blauw en de reciproke kruising blauw \times andere kleur en vind dan evenmin resultaten, die met die van WINGE overeenstemmen. (tab. p. 82).

WINGE's schema is gebaseerd op de bevinding in zijn materiaal, dat er bij de kruising andere kleur \times blauw, zoowel onder de zoons als onder de dochters meer blauwoogige dan bruinoogige kinderen worden aangetroffen. In mijn materiaal zijn er bij beide kruisingen onder de dochters zoowel als onder de zoons meer kinderen met andere kleur dan met blauwe kleur der oogen. In het materiaal van DE CANDOLLE wordt alleen voor Duitschers en voor Luik, echter bij kleine aantallen, en juist voor de kruising blauw \times andere kleur, een kleiner aantal bruinoogige dan blauwoogige kinderen gevonden. Het verschil is hier heel klein. In mijn materiaal hebben voor de kruising, waar de oogen van de moeder van andere kleur zijn, vooral de oogen van de dochters andere kleur en voor de reciproke kruising, dus waar de oogen van den vader van andere kleur zijn, vooral de oogen van de zoons. Dit leidde ook PEARSON (1901) uit het materiaal van GALTON af (tab. VII, p. 106).

Zoowel in het materiaal van WINGE als in dat van mij is het aantal families, waar de moeder niet blauwoogig is, belangrijk grooter dan in de families, waar de moeder blauwoogig is.

Om de beteekenis van de sekse voor de oogkleur vast te stellen, zijn dus nog meer onderzoekingen noodig. Door het onderzoek van het resultaat van de kruising andere kleur \times blauwe kleur en de reciproke kruising blauwe kleur \times andere kleur kan uitgemaakt worden, of we te doen hebben met geslachtsgebonden of geslachtsbegrensde erfelijkheid, dan wel of het verschil tusschen de frekwentie van bruinoogige vrouwen en mannen berust op een of ander selectieproces.

Het schema van WINGE komt op het volgende neer. Het allelomorphe paar, dat niet geslachtsgebonden is, geeft geen verschillend resultaat voor de kruising en de reciproke kruising.

Als we de geslachtsgebonden factor voor bruine oogkleur door X voorstellen en zijn afwezigheid door x , terwijl X dominant is over x , kunnen we dus de verschillende kruisingen als volgt schrijven:

1. $XX \times Xx = XX + Xx$.
2. $XX \times Xx = XX + Xx$.
3. $XX \times Xx = XX + XX *) + Xx + Xx *)$.

$$4. XX \times Xx = XX + XX *) + XX + Xx *)$$

$$5. XX \times Xx = XX *) + Xx *).$$

$$6. XX \times Xx = XX *) + Xx *).$$

*) Deze individuen worden alleen gevormd.

Nu neemt WINGE, zooals gezegd, bovendien aan, dat bij de vrouw X gameten worden geëlimineerd. Daarvoor wordt het resultaat aldus. Van de kruisingen 1 en 2 worden bij de vrouw alle gameten geëlimineerd; deze geven dus geen nakomelingschap. Bij de kruisingen 3 en 4 worden door de vrouw gameten X geleverd. Evenzoo bij de kruisingen 5 en 6. Het resultaat is dus, zooals hierboven is aangegeven.

De kruising bruin \times bruin geeft bruin en blauw (zie kruising 3). De dochters zijn bruinoogig en de zoons blauwoogig. Door deze kruising wordt het aantal bruinoogige vrouwen dus grooter dan het aantal bruinoogige mannen.

Onder de kruisingen bruin \times bruin van het materiaal, die we onderscheiden in een groep, waar alleen bruinoogige kinderen voorkomen en een groep, waar ook blauwoogige worden aangetroffen en wel volgens de verhouding 3 : 1 zal in de tweede groep de verhouding van bruinoogigen en blauwoogigen onder de vrouwen iets anders zijn dan onder de mannen. WINGE vindt dit ook.

Als we het gewone allelomorphe paar factoren, zooals WINGE doet, voorstellen door B en b dan komen er ook kruisingen voor

$bbXX \times bbXx = bbXX + bbXx$, dus bruin \times bruin, waar alle dochters blauwoogig zijn en alle zoons bruinoogig. Dergelijke gevallen vermeldt WINGE niet en vond ik niet in mijn materiaal.

De kruising bruin \times blauw geeft blauw en blauw (zie kruising 4), dus omgekeerde dominantie.

Zoowel onder de vrouwen als onder de mannen wordt door deze kruising het percentage bruinoogigen verlaagd. WINGE vindt dit; het materiaal van DE CANDOLLE en van mij levert dit resultaat niet op (zie tab. blz. 82).

Op dergelijke gevallen zal dus ook gelet moeten worden.

De reciproke kruising blauw \times bruin geeft (zie kruising 5) bruin en blauw, dus criss-cross erfelijkheid, alle dochters bruinoogig en alle zoons blauwoogig. Deze kruising verhoogt het percentage bruinoogigen onder de vrouwen. Ook deze gevallen komen in mijn materiaal niet voor.

De kruising blauw \times blauw geeft alleen blauwoogige kinderen (kruising 6).

Het totale resultaat van de 4 kruisingen 3—6 is, dat van acht kinderen, 2 meisjes bruine en 2 meisjes blauwe oogen hebben en vier jongens alle blauwe oogen. Het voorkomen van een paar geslachtsgebonden factoren voor de oogkleur in den zin van WINGE verhoogt dus het percentage bruinoogigen onder de vrouwen. Wat de kruising bruin \times blauw en de reciproke kruising blauw \times bruin betreft moet, volgens het schema van WINGE in de eerste kruising het percentage bruinoogigen zoowel onder de vrouwen als onder de mannen kleiner zijn dan het percentage blauwoogigen (omgekeerde dominantie). Dit is alleen het materiaal van WINGE het geval (zie tabel blz. 82).

Samenvattend, vind ik dus 1. in mijn materiaal, in overeenstemming met vele andere onderzoekers, meer vrouwen dan mannen met de niet-blauwe oogkleur.

2. Ik tref in mijn materiaal geen enkel geval aan, waar beide ouders blauwe oogen hebbende, er onder de kinderen zijn met niet-blauwe oogen. Evenmin als HURST en DAVENPORT.

Daar er in mijn materiaal families voorkomen, waar een van de ouders of beide ouders slechts een spoorgeel pigment hebben, terwijl er dan onder de kinderen zijn met meer en duidelijk oranje pigment in het centrale gedeelte van de iris en de gevallen, die BRYN en WINGE medeelen, families betreffen waar het pigment van de bruinoogige kinderen ook alleen pupillair gelegen is, meen ik, dat we vooralsnog niet moeten aannemen, dat genotypisch blauwoogige ouders, niet-blauwoogige kinderen kunnen hebben.

3. Of het voorkomen van meer bruinoogigen onder de vrouwen dan onder de mannen berust op een of ander selectieproces (grootere fertiliteit van bruinoogige moeders, grooter sterfte van blauwoogige vrouwen bij bepaalde ziekten) of op de erfelijkheidsbeweging van de oogkleur kan worden uitgemaakt door het onderzoek van de resultaten van de kruising blauw \times niet-blauw en de reciproke kruising niet-blauw \times blauw. Indien de resultaten van deze kruisingen verschillen is er geslachtsgebonden of geslachtsbegrensde erfelijkheid. De resultaten van WINGE komen niet overeen met die van DE CANDOLLE en van mij.

Het is van veel belang, dat meer materiaal van de oogkleur verzameld wordt, waarbij zeer nauwkeurig gelet wordt op het voorkomen van een geringe hoeveelheid gele of bruine kleur.

SUMMARY

1. I find in my material, in accordance with many other investigators, more females than males with the non-blue eye colour.

2. I meet in my material with no case, where both parents have blue eyes and where there are among the children with non-blue eyes. (HURST, DAVENPORT, WAARDENBURG).

There are in my material families, where with one of the parents or with both parents the yellow colour is only slightly developed, whereas there are then among the children with more and also orange colour in the central part of the iris. The cases of BRYN and of WINGE also regard families, where the colour of the brown-eyed children is situated round the pupil. Therefore, I think, we must not accept as yet, that genotypically blue-eyed parents, can have non-blue-eyed children.

3. The results of the cross blue \times non-blue and the reciprocal cross non-blue \times blue may be decided if the appearance of more brown-eyed females than males, rests on some process of selection (greater fertility of brown-eyed mothers, greater mortality of blue-eyed females with some diseases) or on the heredity of the eye-colour. When the results of these crosses differ, then there is sex-linked or sex-limited heredity. The results of WINGE do not agree with those of DE CANDOLLE and of myself.

It is of importance, that more material of the eye-colour is gathered, where there is taken notice of very small quantities of yellow and brown colour.

LITERATUUR

- A. BERTILLON. 1893. — Identification anthropométrique. Instructions signalétiques. Nouv. ed. Mélin.
- L. BOLK. 1908. — De bevolking van Nederland in hare Anthropolopogische samenstelling. In J. H. Gallée. Het Boerenhuis in Nederland en zijn bewoners. Utrecht. Oosthoek.
- C. J. BOND. 1912. — On Heterochromia Iridis in Man and Animals from the Genetic point of view. Journ. of Genetics, Vol. II, p. 99.
- H. BRYN. 1920. — Researches into Anthropological Heredity. I. On the Inheritance of Eye Color in Man. Hereditas I, p. 186.
- A. DE CANDOLLE. 1884. — Héredité de la couleur des yeux dans l'espèce humaine. Archives des Sciences physiques et naturelles. 3me Per. Tome XII, p. 97. Genève.

- W. H. COX. 1911. — De pigmentatie der iris van den mensch en hare erfelijkheid. Blz. 290. Handelingen van het XIIIde Ned. Nat. Gen. Congr. Groningen.
- C. B. DAVENPORT. 1907. — Heredity of Eye-colour in Man. Science Vol. 26, p. 589.
- G. P. FRETS. 1921. Les méthodes pour rassembler le matériel en vue des recherches sur l'hérédité chez l'homme. Session de Liège de l'Inst. int. d'Anthrop. Revue anthropol. 31. ann. p. 448.
- F. GALTON. 1889. — Natural Inheritance. London.
- K. GROSS. 1921. — Über Vererbung von Augen- und Haarfarbe und den Zusammenhang beider. Arch. f. Rass. u. Ges. Biol. 13. Bd., S. 164.
- C. C. HURST. 1907. — On the Inheritance of Eye-colour in Man. Proc. Roy. Soc. Ser. B. Vol. 80, p. 85.
- F. LENZ. 1921. — Über geschlechtsgebundene Erbanlagen für Augenfarbe. Arch. f. Rass. u. Ges. Biol. 13. Bd., p. 298.
- H. LUNDBORG. 1920. — Sozialanthropologische Untersuchungen in Schweden. Rass. u. Ges. Probl. in genet. u. mediz. Beleuchtung. Hereditas I, S. 163.
- K. PEARSON. 1901. — On the Inheritance of Eye-colour in Man. Phil. Trans. of the Roy. Soc. Ser. A. Vol. 195, p. 102.
- K. PEARSON. 1903. — The Law of Ancestral Heredity. Biometrika II, p. 213.
- P. J. WAARDENBURG. 1913. — Onderzoek bij den mensch naar de erfelijkheid van physiologische en path. kenmerken van het oog. Diss. Utrecht.
- O. WINGE. 1922. — Über eine teilweise geschlechtsgebundene Vererbung der Augenfarbe bei Menschen. Z. f. ind. Abst. u. Vererbl. Bd. 28, S. 53.

DE MAANDELIJKSCH GEBOORTE

door DR. J. SANDERS,
privaat-docent aan de Gemeente-Universiteit van Amsterdam.

Tweede mededeeling.

In de eerste mededeeling betreffende de maandelijksche geboorte ¹⁾ ben ik tot de slotsom gekomen, dat bij de wettige eerstgeborenen de voorjaarsstop voor het grootste deel afhankelijk is van de huwlijkstop in Mei, en voor een kleiner deel van de meerdere concepties, die tengevolge van de lente en de zomer plaats hebben. Bij de wettige niet-eerstgeborenen is de voorjaarsstop alleen van de laatstgenoemde factor afhankelijk. Of deze een overblijfsel is van den bronsttijd bij den mensch, is niet met zekerheid uit te maken. Bij de volkeren op het zuidelijk halfrond vond ik een maandelijksche-geboortecurve, die juist tegengesteld was aan die van de volkeren op het Noordelijk halfrond, waaruit ik de slotsom trok, dat de meerdere concepties in de lente en de zomer (hetzij al of niet tengevolge van het voorkomen van den bronsttijd) wel degelijk van psychische factoren afhangen.

Volgens de foetalisatietheorie van BOLK zou bij een volk, dat zich niet uit hetzelfde foetale stadium als de West-Europeesche volkeren heeft ontwikkeld, de bronsttijd duidelijker aan den dag moeten treden. Met andere woorden zou men bij een dergelijk volk een hoogere voorjaarsstop mogen verwachten. Inderdaad bleek mij, dat dit het geval was. Bij het Japansche volk is de geboortetop in Februari-Maart veel hoger dan bij ons, hetgeen voor mij een bewijs is, dat bij de Japanners de bronsttijd meer invloed heeft dan bij ons.

In het tijdschrift „Genetica” jaargang 1923 aflevering 5—6 heeft WOLDA een artikel geschreven over „Akklimatisierung und Deklima-

¹⁾ Zie tijdschrift „Mensch en Maatschappij” 1e jaargang no. 1.

tisering''; over ongeveer hetzelfde onderwerp heeft hij in de algemeene vergadering van het Nederlandsch nationaal bureau voor Anthropologie van 15 November 1924 gesproken. In deze belangrijke studie komt WOLDA tot de slotsom, dat de geboorteperiodiciteit bij den mensch, evenals bij de vogels geheel afhankelijk is van biologische en climatologische invloeden met uitsluiting van sociale. Hij heeft daarvoor het geboortemateriaal van de gemeente Amsterdam gedurende de jaren 1908 tot 1923 nagegaan (179000 geboorten), en hierbij dezelfde resultaten gevonden als hij reeds door jarenlange studies bij eenige soorten zangvogels had gekregen.

Tegen de meening van WOLDA, wat betreft de geboorteperiodiciteit bij den mensch, heb ik de volgende bezwaren:

1. Het aantal geboorten, waaruit hij zijn conclusies trekt, is te klein om toevalligheden niet uit te sluiten. Zoo verdeelt hij 886 geboorten bij vaders onder de 20 jaar, 4282 geboorten bij moeders onder de 20 jaar, en 1092 geboorten bij moeders van 45—49 jaar, over de 12 maanden van het jaar, en waagt het uit deze kleine getallen vergaande conclusies te trekken.

2. Hij spreekt van een top in de curve, als een dalende lijn op een gegeven oogenblik iets sneller gaat dalen, al is het nog zoo weinig. Statistisch mag men in zoo'n geval niet van een top spreken, zelfs niet van een relatieve top. Hoogstens kan men zeggen, dat de daling sneller gaat.

3. De invloed van sociale factoren wordt geheel op zij geschoven; zoo b.v. wordt de geboortedaling in April-Juni 1919 en de groote stijging daarna geheel toegeschreven aan de influenzaepidemie van 1918, die dan als een „provisorische Deklimatisering" wordt geïntroduceerd. Vergeten is hierbij de mijns inziens allerbelangrijkste factor, de demobilisatie in 1918.

4. WOLDA neemt in de curve, die het aantal verhuizingen aangeeft, 2 toppen aan; in werkelijkheid zijn er vier.

5. WOLDA neemt aan, dat 9 maanden na de sluiting mit elk huwelijk een kind wordt geboren. KROON heeft echter aangetoond, dat het maximum aantal geboorten eerst 11 maanden na de sluiting valt, nog afgezien van het feit, dat bij 45 % van de huwelijken de eerstgeboorte binnen de negen maanden plaats heeft.

6. De betrekkelijke gelijkmatigheid in de geboorteperiodiciteit bij ouders van 20—44 jaar in Amsterdam behoeft niet het gevolg te zijn

van endogene oorzaken, zooals WOLDA aanneemt, maar kan het gevolg zijn van het gebruik van groote cijfers, waardoor toevalligheden minder naar voren treden, terwijl de optredende ongelijkmatigheid boven en onder deze leeftijdsperiode ontstaan kan door de te kleine absolute cijfers.

7. De overeenkomst, die WOLDA vindt tusschen de verhoudingscijfers van de geboorten bij mannetjes en vrouwtjes bij mensch en vogel, is voorzoover Amsterdam betreft juist. Voor Nederland echter blijkt niets van zulk een overeenkomst. Daar zijn de verhoudingscijfers

Bij moeders onder de 20 jaar	100 : 104,5
„ „ van 20—24 jaar	100 : 106,6
„ „ „ 25—29 „	100 : 105,4
„ „ „ 30—34 „	100 : 105,3
„ „ „ 35—39 „	100 : 103,6
„ „ „ 40—44 „	100 : 104,3
„ „ „ 45—49 „	100 : 104,0

In bovenstaande heb ik de voornaamste bezwaren genoemd, die ik uit medisch-statistisch oogpunt heb tegen de theorie van WOLDA, om hetgeen hij bij de vogels heeft gevonden, ook bij den mensch tracht te vinden, speciaal in de geboorte te Amsterdam.

Een nader bestudeeren van de geboorten in Nederland opende mij enkele nieuwe gezichtspunten, die mij in mijn meening hebben gestaafd, dat de geboorteperiodiciteit afhankelijk is zoowel van exogene als endogene oorzaken.

Het materiaal, waarover mijn studie loopt, omvat de geboorten in Nederland gedurende de jaren 1907 tot en met 1923, zijnde in totaal

(1907—1923)					Jongens	Meisjes	Totaal
Wettige eerstgeborenen bij levendaangegevenen					322677	303826	626503
„	„	„	levenloos	„	14822	11831	26653
„	niet-	„	levend	„	1168946	1107783	2276729
„	„	„	levenloos	„	47905	38498	86403
(1916—1923)							
Onwettige					11614	11075	22689
„	niet-	„	„	„	3659	3505	7164

Wanneer we 1000 manlijke en 1000 vrouwlijke geboorten in Nederland van elke groep uit de periode 1907—1923 over de 12 maanden verdeelen, terwijl de maand op 31 dagen is berekend, dan vinden we:

DE MAANDELIJSCHGE GEBORTE

	Jan.	Febr.	Mrt.	April	Mei	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.												
	J. M.	J. M.	J. M.	J. M.	J. M.	J. M.	J. M.	J. M.	J. M.	J. M.	J. M.	J. M.												
Wettige eerstgebo- renen by levend- aangegevenen.	78,9	78,7	95,0	94,4	95,8	96,7	89,8	89,9	87,1	86,9	83,4	82,5	82,3	82,4	81,7	82,2	82,5	74,9	74,5	73,9	74,6	74,1	74,4	
Wettige niet-eerst- geborenen bij levend- aangegevenen.	85,8	86,1	89,1	88,7	85,8	86,1	84,3	84,9	82,6	82,8	80,2	79,9	80,3	80,4	82,3	82,4	84,8	84,4	81,9	81,8	81,9	80,8	82,0	82,0
Wettige eerstgebo- renen bij levend- aangegevenen.	78,8	94,7	96,1	89,8	87,0	83,4	82,4	82,1	82,4	74,7	74,3	74,3												
Wettige niet-eerst- geborenen bij le- vendaangegevenen	85,9	88,9	86,0	84,6	82,7	80,1	80,3	82,3	84,6	81,9	80,7	82,0												

Hieruit blijkt, dat bij beide groepen (figuur 11 en 13) het verschil tusschen de geboorteperiodiciteit van jongens en meisjes niet groot is. De lijnen dekken elkaar ongeveer. Bij de eerstgeborenen (figuur 12) vinden we een hooge top in Februari tot Maart, dan een sterke daling tot Juni, waarna de lijn ongeveer horizontaal loopt tot September, om daarna snel te dalen tot October, en verder weer horizontaal te loopen. Bij de niet-eerstgeborenen (figuur 12) vinden we twee toppen, één in Februari en één in September. De Februaritop bij deze laatste is lang niet zoo hoog als bij de eerstgeborenen.

Het is mogelijk de huwlijken over de jaren 1920 tot en met 1923 in Nederland naar de maanden te verdeelen. In totaal zijn er 251615 huwlijken in dien tijd gesloten, waarvan 1000 over de maanden als volgt verdeeld waren:

Jan.	Febr.	Mrt.	April	Mei	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
61,8	70,5	57,0	99,5	145,6	94,9	74,2	88,6	82,7	77,8	88,7	58,7

Wie zien hier dus een zeer hooge top in Mei, en lagere in Augustus, November en Februari. Die in Augustus en November zijn even hoog, die in Februari het laagst. De Meitop zal door de samenwerking van verschillende invloeden (zie de eerste mededeeling) een hooge top in de geboortecurve van de eerstgeborenen tengevolge hebben, de Februari- en Novembertop hebben een stilstand in de daling van den geboortecurve in de maanden October-December en Juli-September tengevolge. Het gevolg van de Augustustop is niet duidelijk in de eerstgeborenencurve te zien. Wel is de daling in Mei niet zoo sterk; immers van April tot Mei daalt deze geboorte met 2,8, en in Mei-Juni 3,6. De minder snelle daling in Mei kunnen we dus op rekening van de Augustustop der huwlijken schuiven.

We zien dus, dat het verloop van de curve der eerstgeborenen vrijwel afhankelijk is van de huwlijkscurve. Dat wil echter niet zeggen, dat ze *uitsluitend* afhankelijk is van deze laatste. Zooals reeds vroeger is meegedeeld, spelen ook endogene invloeden een rol bij de eerstgeborenen, welke echter in de curve van de niet-eerstgeborenen veel meer tot uitdrukking komen. De verklaring van deze tweetoppige curve heb ik in de eerste mededeeling gegeven, en kan dus hier achterwege blijven.

Ik heb echter gemeend, dat het belangrijk zou kunnen zijn na te gaan, of de verschillende invloeden in de steden en op het platteland even sterk werkzaam zijn. Daartoe heb ik de geboorten in Nederland verdeeld in vijf groepen, te weten:

I	gemeenten boven de 100000	inwoners.
II	„ van 50001-100000	„
III	„ „ 20001-50000	„
IV	„ „ 5001-20000	„
V	„ „ 5000 en minder	„

Ik zal in het volgende deze groepen kortheidshalve door de Romein-
sche cijfers aanduiden.

De verdeeling der geboorten in deze groepen van gemeenten over de
maanden was als volgt:

WETTIGE EERSTGEBORENEN BIJ LEVEND AANGEGEVENEN.

	Jan.	Febr.	Mrt.	April	Mei	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
I J.	79,3	86,8	86,6	84,0	88,0	87,2	68,4	85,5	84,7	78,0	75,7	77,8
M.	78,3	85,9	87,6	84,2	87,3	86,3	84,3	84,3	83,9	79,2	78,9	79,8
II J.	75,6	87,4	91,2	90,8	91,7	85,4	83,3	84,0	81,9	74,6	78,8	75,3
M.	78,9	86,9	91,8	87,9	86,3	88,8	89,2	82,2	84,3	73,2	75,3	75,2
III J.	79,9	87,1	87,9	86,2	87,5	86,4	85,9	83,3	86,2	77,0	76,8	75,1
M.	81,8	89,7	87,9	87,2	85,8	83,3	88,2	81,5	83,4	73,9	78,4	78,1
IV J.	77,9	99,3	99,4	93,1	86,7	83,4	81,3	81,9	80,0	73,2	71,3	72,5
M.	76,7	97,8	101,7	93,0	88,4	81,7	80,1	81,5	81,3	73,6	72,3	71,9
V J.	80,5	102,8	102,4	91,8	84,5	80,0	78,6	78,5	81,2	74,0	72,9	72,8
M.	79,9	100,6	104,9	92,8	84,5	79,9	78,8	78,9	81,9	72,6	73,1	72,1

WETTIGE NIET-EERSTGEBORENEN BIJ LEVENDAANGEGEVENEN

	Jan.	Febr.	Mrt.	April	Mei	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
I J.	86,2	89,2	85,6	82,0	82,1	81,5	80,9	82,4	83,3	81,3	82,1	83,6
M.	87,6	90,0	85,5	83,2	82,2	79,1	81,6	81,5	83,8	81,0	82,0	82,5
II J.	87,0	90,1	86,0	83,5	84,0	81,1	82,2	79,6	83,4	79,2	80,8	83,1
M.	88,2	89,4	86,8	84,0	81,9	80,7	82,2	80,6	83,0	81,2	79,4	83,6
III J.	86,2	86,7	84,5	83,6	83,4	80,9	81,7	83,8	82,1	81,8	81,2	84,1
M.	84,7	89,5	85,6	85,8	84,1	81,1	80,1	81,5	82,8	81,0	81,4	82,4
IV J.	86,2	88,5	85,9	85,0	82,1	79,3	80,2	82,2	85,5	81,9	81,4	81,8
M.	86,4	87,7	85,8	84,3	83,6	79,1	79,5	83,4	84,4	82,2	80,8	82,8
V J.	84,2	88,2	86,5	83,6	82,5	85,8	79,4	82,0	84,4	82,5	80,3	80,6
M.	84,1	87,6	86,0	85,9	82,3	80,5	80,3	82,6	85,3	83,0	80,4	82,0

Beschouwen we eerst de groep wettige eerstgeborenen bij levend-
aangegeven, dan blijkt er duidelijk een groot verschil te bestaan tus-

schen I, II en III eenerzijds, en IV en V anderzijds. Bij de eersten (figuren 7, 8 en 9) vinden we in Februari-Maart wel een top, maar deze is bij lange na niet zoo hoog als bij de laatsten (figuren 1 en 2). We kunnen dit aldus uitdrukken: bij de eersten is de curve meer vervlakt dan bij de laatsten. Ik wil hier het onregelmatige verloop van de curven II en III toeschrijven aan de betrekkelijk kleine absolute getallen. De verdeling der wettige eerstgeborenen over de vijf groepen is immers als volgt:

	I	II	III	IV	V
Jongens	70957	18083	32878	85827	79384
Meisjes	66941	16904	30858	80717	74527

Groep II met het kleinste aantal geboorten heeft een grillig verloopende curve; het verschil tusschen de jongens- en meisjescurve is daarbij ook het grootst. Dan volgt III, die wel iets gelijkmatiger verloopt, maar toch nog een tamelijk groot verschil tusschen de beide geslachten te zien geeft. Bij de anderen is het verschil tusschen jongens- en meisjesgeboorten zeer klein. De curven hebben hier ook een regelmatiger verloop.

De curve van I (de groote steden) vertoont de grootste vervlaking; die van V heeft de grootste verschillen.

Wanneer we I, II en III bij elkaar doen, en ook IV en V, met andere woorden de wettige eerstgeborenen verdeelen in 2 groepen: gemeenten boven en beneden de 20000 inwoners, dan vinden we:

	Jan.	Febr.	Mrt.	April	Mei	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
I, II, J.	78,9	87,0	87,6	85,6	88,6	86,7	85,8	84,7	84,7	77,2	76,5	76,7
III M.	79,3	87,1	88,3	85,5	86,7	85,9	86,1	83,3	83,9	76,8	78,3	78,8
IV, V J.	79,1	101,8	100,9	92,5	85,7	81,6	80,0	80,3	80,5	73,6	72,1	72,7
M.	78,2	99,1	103,3	92,9	86,5	80,8	79,4	80,3	81,8	73,1	72,7	71,9
I, II, III	79,1	87,1	88,0	85,6	87,6	86,3	85,9	84,0	84,2	77,1	77,4	77,7
IV, V	78,7	100,0	102,1	92,7	86,1	81,2	79,7	80,3	81,1	73,4	72,4	72,3

Hieruit zien we, dat bij beide groepen het verschil tusschen jongens- en meisjesgeboorten klein is (figuren 4 en 10). Nu komt echter duidelijk het verschil tusschen de twee groepen voor den dag (figuur 3). We heb-

ben daarom in de twee laatste regels van bovenstaande tabel de jongens en meisjes bij elkaar gevoegd, om het verschil goed te laten uitkomen.

We stellen dus vast:

De geboorteperiodiciteit in gemeenten boven de 20000 inwoners verschilt van die in gemeenten beneden de 20000 inwoners, en wel zoo, dat er bij laatstgenoemde een zeer hoge Februari-Maarttop bestaat, terwijl bij eerstgenoemde de voorjaarstop laag is en verbreed van Februari tot Juli, met een inzinking in April. Bij beide groepen vinden we een Septembertopje, al is die ook in de gemeenten boven de 20000 inwoners maar even aangeduid.

In verband hiermee heb ik nagegaan een verdeeling van de huwlijken over de maanden in de vijf verschillende groepen van gemeenten, en ik vond toen voor de periode 1920 tot en met 1923 (figuren 5 en 6):

	Jan.	Febr.	Mrt.	April	Mei	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Oct.	Nov.	Dec.
I	63,1	75,8	71,8	74,2	99,5	96,1	82,1	103,0	93,0	80,9	89,3	91,2
II	65,1	77,6	52,5	84,7	116,5	96,9	80,0	103,4	85,8	82,8	95,5	59,2
III	60,4	74,4	58,7	93,2	117,0	90,9	82,6	96,7	88,8	80,4	92,7	64,2
IV	59,7	65,2	49,6	100,5	191,4	94,1	69,3	79,3	77,0	74,8	85,9	53,2
V	62,3	66,0	48,8	135,0	172,5	95,8	64,3	73,5	73,2	74,5	86,7	47,4
I, II,												
III	62,7	75,7	65,2	81,0	106,8	94,8	81,9	101,9	90,3	81,1	91,2	67,4
IV, V	60,9	65,6	49,2	116,9	182,7	94,9	66,9	76,5	75,2	74,4	86,3	50,5

We zien hieruit, dat ook de huwlijksperiodiciteit in de groepen I, II en III vervlakt is, met de grootste yervlakking in I. Bij IV en V vinden we in Mei zeer hoge toppen. Zoodat we bij de huwlijken dezelfde 2 groepen als bij de geboorten kunnen onderscheiden met dezelfde verschillen, nl. beneden de 20000 inwoners een hoge Meitop, en boven de 20000 een lagere Meitop. WOLDA spreekt van een driemaandelijksche periodiciteit met de toppen in Mei, Augustus, November en Februari, die in deze volgorde een regelmatige, maar duidelijke daling toonen ¹⁾. Dit gaat op voor de gemeenten boven de 20000 inwoners, maar niet voor de andere. Wanneer we nu de huwlijkscurve met de eerstgeborenencurve voor de twee groote groepen gemeenten vergelij-

¹⁾ l. c. bladzijde 520.

ken, dan zien we een tamelijke overeenstemming in dien zin, dat de huwelijkscurve en de geboortecurve voor gemeenten boven de 20000 inwoners veel overeenkomst met elkaar hebben, evenals de twee andere onderling. Geheele overeenstemming bestaat er niet, en dit komt voornamelijk door drie redenen:

1. De huwlijken zijn genomen over de periode 1920—1923, de geboorten over 1909—1923. De absolute cijfers van de huwlijken zijn dus betrekkelijk klein en aan toevalligheden onderhevig.

2. Het maximum geboorten volgt over het algemeen niet precies 9 maanden na het sluiten van het huwelijk, maar eerst 11 maanden later.

3. Behalve de huwlijken zijn er nog andere invloeden werkzaam op de periodiciteit van de eerstgeborenen.

Toch valt ons op de hooge Meitop bij de huwlijken in de kleine gemeenten en de hooge geboortetop in Februari in dezelfde groep.

Onze slotsom is, dat de vorm van de curve van de maandelijksche geboorte der levendaangegeven eerstgeborenen voor een zeer belangrijk deel afhankelijk is van die van de huwlijken.

Als we nu eens nagaan de geboorteperiodiciteit bij de niet-eerstgeborenen, dan vinden we voor de 5 groepen van gemeenten ongeveer gelijke curven (figuren 14—18). Het verschil tusschen jongens- en meisjesgeboorten is niet frappant. De lijnen loopen vrijwel parallel. Er mag hier en daar eens een uitzondering zijn, zooals voor de maand Juni in gemeenten met 5000 en minder inwoners, waar de jongens een top, de meisjes een minimum aanwijzen, maar dat is dan ook een groote uitzondering.

Een ander punt van belang is, dat we de niet-eerstgeborenen niet in twee groepen kunnen onderscheiden, zooals de eerstgeborenen, want alle 10 curven zijn vrijwel congruent. De eene curve mag eens wat vlakker zijn dan de andere, maar de groote verschillen, die we zoo straks bij de eerstgeborenen hebben opgemerkt, ontbreken hier. Dit beteekent, dat er in de steden en op het platteland dezelfde oorzaken werken, die invloed hebben op de geboorte van de latergeborenen wat betreft de periodiciteit. Welke die oorzaken zijn, weten we niet; doet er voorloopig ook niets toe, maar ze zijn voor steden en platteland gelijk. De endogene oorzaken zijn hier ook onder begrepen. En als deze endogene gelijk zijn voor de latergeborenen, waarom zouden we dan niet mogen aannemen, dat ze ook gelijk zijn voor de eerstgeborenen?

Endogene oorzaken zijn aangeborenen eigenschappen, die zich zoowel bij de eerstgeborenen als bij de latergeborenen zullen laten gelden. Tenminste het is niet aan te nemen, dat endogene oorzaken geen invloed uitoefenen zullen bij nulliparae, en wel bij multiparae. Het verschil in de voorjaarsstop van de eerstgeborenen bij de twee groote groepen gemeenten is dus alleen het gevolg van een exogeen verschijnsel, in casu de huwlijken. Dat de huwlijkscurve voor de beide groepen zooveel verschilt, is weer het gevolg van sociale factoren, waarop hier niet nader wordt ingegaan.

Mij zal misschien worden tegengeworpen, dat ik spreek van gelijkverlopende curven, terwijl er toch tamelijk groote verschillen zijn aan te wijzen. Dit is maar ten deele waar. We moeten niet vergeten, dat het onmogelijk is elke verheffing of daling in de curve te verklaren. Er zijn te veel factoren, endogene en exogene, die op de geboorte invloed hebben. We moeten de groote lijnen volgen, en afzien van kleine afwijkingen. En dan zien we de verschillen en overeenkomsten, die ik hierboven heb aangeduid en getracht te verklaren.

In het kort samengevat komen ze dus hierop neer:

1. De geboorteperiodiciteit bij de wettige levendaangegeven eerstgeborenen in Nederland is van twee typen: *a.* voor de gemeenten boven de 20000 inwoners; *b.* voor de gemeenten beneden de 20000 inwoners.
2. Dezelfde verschillen zien we in de periodiciteit van de huwlijken.
3. Hieruit volgt, dat de geboorteperiodiciteit bij de wettige levendaangegeven eerstgeborenen afhankelijk is van de huwlijksperiodiciteit.
4. De geboorteperiodiciteit bij de wettige levendaangegeven niet-eerstgeborenen is in Nederland voor de 5 groepen gemeenten ongeveer gelijk.
5. Hieruit volgt, dat de endogene oorzaken, die invloed hebben op de geboorteperiodiciteit voor stad en platteland dezelfde zijn.
6. Hieruit kan dus weer geconcludeerd worden, dat de verschillen in de geboorteperiodiciteit van de wettige levendaangegeven eerstgeborenen tusschen de 2 groote groepen gemeenten het gevolg is van exogene oorzaken, in casu de huwlijksperiodiciteit bij deze twee groepen.

Rotterdam April 1925.

VERKLARING DER TEEKENINGEN

1. Verdeeling van 1000 manlijke en 1000 vrouwlijke wettige eerstgeborenen bij levendaangegevenen in gemeenten van 5001—20000 inwoners in de periode 1909—1923.

(Totaal 85827 jongens en 80717 meisjes).

2. Idem in gemeenten met 5000 en minder inwoners (Totaal 79384 jongens en 74529 meisjes).

3. Verdeeling van 1000 wettige eerstgeborenen bij levendaangegevenen in gemeenten boven de 2000 inwoners, en van 1000 dito in gemeenten van 20000 en minder inwoners in de periode 1909—1923. (Totaal 236621 respectievelijk 320457).

4. Verdeeling van 1000 manlijke en 1000 vrouwlijke wettige eerstgeborenen bij levendaangegevenen in gemeenten van 20000 en minder inwoners in de periode 1909—1923. (Totaal 165211 jongens en 155246 meisjes).

6. Verdeeling van 1000 huwlijken in gemeenten boven de 20000 en beneden de 20000 inwoners in de periode 1920—1923.

6. Verdeeling van 1000 huwlijken in elke groep van gemeenten in de periode 1920—1923. (Totaal 247289 huwlijken).

7. Verdeeling van 1000 manlijke en 1000 vrouwlijke wettige eerstgeborenen bij levendaangegevenen in gemeenten met meer dan 100000 inwoners in de periode 1909—1923. (Totaal 70957 jongens en 66941 meisjes).

8. Idem in gemeenten met 50001—100000 inwoners. (Totaal 18083 jongens en 16904 meisjes).

9. Idem in gemeenten van 20001—50000 inwoners. (Totaal 32878 jongens en 30858 meisjes).

10. Idem in gemeenten boven de 20000 inwoners. (Totaal 121918 jongens en 114703 meisjes).

11. Idem in het Rijk in de periode 1907—1923. (Totaal 322677 jongens en 303826 meisjes).

12. Verdeeling van 1000 wettige geboren en bij levendaangegeven in het Rijk in de periode 1907—1923. (Totaal 2276729).

13. Verdeeling van 1000 manlijke en 1000 vrouwlijke wettige niet-eerstgeborenen bij levendaangegevenen in het Rijk in de periode 1907—1923. (Totaal 1168946 jongens en 1107783 meisjes).

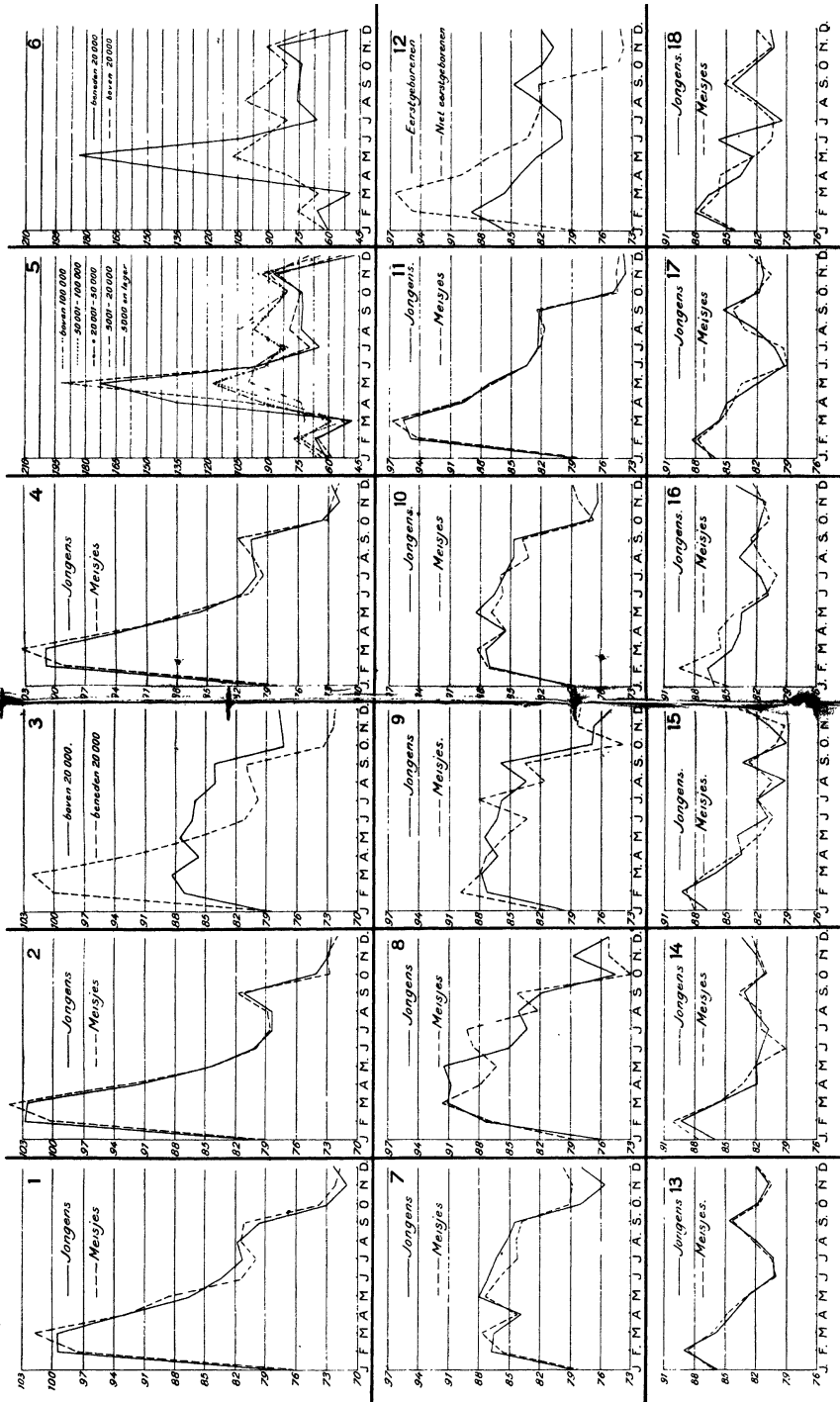
14. Idem in gemeenten met meer dan 100000 inwoners in de periode 1909—1923. (Totaal 202020 jongens en 191945 meisjes).

15. Idem in gemeenten van 50001—100000 inwoners. (Totaal 54548 jongens en 52223 meisjes).

16. Idem in gemeenten van 20001—50000 inwoners. (Totaal 106179 jongens en 100964 meisjes).

17. Idem in gemeenten van 5001—20000 inwoners. (Totaal 333364 jongens en 312939 meisjes).

18. Idem in gemeenten met 5000 en minder inwoners. (Totaal 324786 jongens en 308829 meisjes).



LA NATURE MENDELÉENNE DU SEXE ÉTUDIÉE PAR LE RYTHME DE LA SÉGRÉGATION MENDELÉENNE

J. et JOS. FRATEUR

La répartition, en proportions égales, du sexe mâle et du sexe femelle chez nos animaux domestiques correspond à celle obtenue par le croisement d'un animal possédant un caractère déterminé par un facteur mendélien hétérozygote, avec un animal ne possédant pas ce facteur. Ce croisement donne, en effet, une dissociation en deux parties égales: 50% des sujets possèdent le caractère et 50% en sont dépourvu. Malgré que la nature mendélienne du sexe paraissait probable, il n'y avait cependant pas de preuves expérimentales confirmant le fait.

En effet, afin de pouvoir déterminer la nature génétique d'un caractère il faut disposer d'un être vivant ne possédant pas les facteurs héréditaires du caractère envisagé, et pouvant se reproduire avec l'animal possédant le caractère. Cet être négatif constitue le réactif avec lequel, par des croisements appropriés, on arrive à la connaissance de la formule héréditaire du caractère envisagé.

On comprendra donc facilement que ce moyen d'étude ordinaire n'est pas applicable à l'étude de la nature mendélienne du sexe. Il faudrait en effet posséder un être vivant qui soit asexuel, et qui puisse néanmoins se croiser avec les femelles comme avec les mâles ¹⁾.

En présence de cette difficulté nous nous sommes adressé à la méthode des analogies et avons comparé le rythme de la ségrégation mendélienne d'un monohybride et d'un dihybride connu, au rythme de ségrégation du sexe.

Pour pouvoir étudier ce rythme, ainsi que l'analogie susdite, nous avons pris des volailles comme matériel d'expérimentation. Chez ces

¹⁾ Les excitants chimiques ou physiques capables de déclencher la division cellulaire dans l'ovule pourraient servir à l'étude du sexe femelle.

animaux il est facile, en effet, de récolter les oeufs successivement pondus, de les identifier et de les soumettre à l'incubation individuelle soit dans de petits sacs de mousseline, soit dans des cages en fil de fer. En numérotant les poussins à la naissance on peut arriver facilement à l'étude du rythme de la ségrégation. Il y a néanmoins une grosse difficulté dans l'exécution pratique de ces recherches. Il faut en effet arriver à avoir une série ininterrompue assez grande d'oeufs arrivant à éclosion. Et cela n'est pas toujours facile. Il nous a fallu recommencer les essais maintes fois avant de pouvoir arriver à des résultats suffisants.

* * *

Pour la présente étude nous nous sommes adressés à des caractères faciles à observer, même sur des sujets non encore ou à peine éclos. Pour l'étude du rythme de la ségrégation d'un monohybride nous avons pris la forme de la crête; pour celle d'un dihybride la présence de plumes aux pattes. Nous envisagerons successivement 1) le rythme d'un monohybride, 2) celui d'un dihybride et la comparaison de ce rythme à celui du monohybride et à celui du sexe.

1. RYTHME DE SÉGRÉGATION DE MONOHYBRIDE

Pour l'étude de ce rythme nous avons pris la forme de la crête. Les résultats obtenus par BATESON et autres, résultats confirmés par ceux obtenus à l'Institut de Zootechnie de Louvain sur un matériel très considérable, ont établi que la différence entre la crête simple et la crête rosacée — c.a.d. la crête à plusieurs séries de tubercules dont le type est la race Hambourg — est due à un facteur mendélien R. Celui-ci transforme, lorsqu'il est présent aussi bien à l'état hétérozygote qu'à l'état homozygote, la crête simple en crête rosacée. On peut ici étudier le rythme soit en croisant des hétérozygotes rosacés entre eux, soit en croisant un hétérozygote rosacé avec un simple homozygote. Dans le premier cas la formule de ségrégation est 3 : 1, dans le second 1 : 1. C'est ce second type que nous avons pris pour nos études à cause de son analogie avec la répartition du sexe.

Voici les résultats de nos essais :

A) *Croisement d'un sujet à crête rosacée hétérozygote et d'un sujet à crête simple.* Dissociation théorique 1 : 1. Les doubles traits verticaux indiquent une interruption dans la série.

n°. de l'oeuf . .	1	2	4	5	6	7	8	9	11	14	18	19	20	21	22
Crête	S	S	S	R	S	R	R	R	S	R	S	S	S	S	R
n°. de l'oeuf . .	23	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
Crête	R	R	S	S	S	R	R	S	R	S	S	R	S	R	S
n°. de l'oeuf . .	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53
Crête	R	R	S	R	R	S	R	S	S	R	R	S	S	S	R
n°. de l'oeuf . .	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	68	69	70	71
Crête	S	S	R	R	S	R	R	S	R	S	S	R	S	R	S
n°. de l'oeuf . .	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86
Crête	R	S	S	R	R	S	R	R	R	S	R	S	R	S	S
n°. de l'oeuf . .	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101
Crête	S	R	R	S	R	S	R	R	R	S	S	S	S	R	R
n°. de l'oeuf . .	102	104	105	106	107	108	110	111	112	113	114				
Crête	S	S	S	S	R	R	R	S	S	R	R				

La ségrégation totale donne: crête simple 52 et crête rosacée 49, ce qui est conforme aux prévisions théoriques.

On voit immédiatement par ce tableau que le rythme de la ségrégation n'est pas régulièrement alternatif. Voici d'ailleurs, totalisée, la succession des deux types: rosacé-simple.

Rosacé	1	3	1	2	1	2	1	1	1	2	2	1	2	1	2	2	1
Simple	2	1	1	4	3	1	2	1	1	1	1	2	3	2	1	1	
Rosacé	1	1	1	2	1	2	1	1	2	1	3	2	2	1	2	total	149
Simple	2	1	1	2	1	1	1	3	1	1	4	1	3	2	total	152	

On voit par ce tableau, que s'il n'y a pas de rythme régulièrement alternatif, il y a néanmoins un certain rythme. Celui-ci est nettement différent, comme nous le verrons plus loin, de celui d'un dihybride.

Afin d'éliminer les causes d'erreur nous avons refait l'essai à plusieurs reprises avec d'autres sujets, et nous avons toujours obtenu un résultat identique au précédent.

B) *Croisement d'un sujet à plumes rudimentaires aux pattes + pattes nues.*

Ce croisement doit également donner une dissociation 1 : 1. Voici le résultat chiffré totalisé.

Pattes nues . .	2	2	3	2	1	1	5	2	1	6	1	1	2	3	2	1	Tot. 35
Empl. rud. . .	4	2	3	1	1	2	2	3	3	1	2	1	1	3	3	2	Tot. 34

On remarquera immédiatement que la dissociation totale est conforme aux prévisions théoriques. Mais les séries d'oeufs éclos sont ici beaucoup plus petites que dans le cas précédent. De plus la différence entre un rudiment de plume et une patte nue est souvent difficile à déterminer et peut être une cause d'erreur. C'est probablement l'explication des écarts un peu plus considérables. Il y a néanmoins aussi dans ce cas un rythme irrégulier, analogue à celui du cas précédent.

C) *Ségrégation d'un caractère lié au sexe (sex linked).*

Il était intéressant de vérifier le rythme de la ségrégation pour un caractère sex linked. Nous avons pris pour cela le caractère barrage de la coucou de Malines, étudié par l'un de nous antérieurement ¹⁾. En

¹⁾ Voir Contribution à l'Etude du barrage de la plume chez, la volaille. J. L. FRATEUR. Bulletin 14 Institut de Zootechnie. Louvain 1914.

croisant un coq noir avec une poule coucou on obtient 50% de coqs coucou et 50% de poules noires. Théoriquement le rythme de la ségrégation coucou-noir, doit coïncider avec celui de la ségrégation mâle-femelle puisque le caractère barrage est lié au sexe. Ces deux caractères, sexe et barrage, doivent se dissocier dans la proportion 1 : 1, c.-à-d., exactement comme dans le cas du croisement crête rosacée hétérozygote + crête simple. Afin de vérifier l'analogie nous avons pris comme parents un sujet à crête rosacée hétérozygote et un sujet à crête simple. Les résultats sont consignés dans le tableau ci-après :

n°. de l'oeuf . .	1	2	3	4	6	7	11	12	13	14	15	16	18	19	21
couleur du poussin	C	N	N	N	C	N	N	C	C	N	C	C	C	C	C
Sexe	M	F	F	F	M	F	F	M	M	F	M	M	M	M	M
crête	R	R	S	S	S	R	S	S	R	R	R	R	S	S	S
n°. de l'oeuf . .	22	23	24	26	28	29	30	31	32	36	37				
couleur du poussin	C	C	C	C	C	N	C	N	C	N	N				
Sexe	M	M	M	M	M	F	M	F	M	F	F				
crête	R	R	S	R	R	S	S	R	S	R	S				

La répartition totale des 26 sujets obtenus est donc :

Mâles coucou 16

Femelles noires 10

crête simple 13 } 8 mâles
5 femelles

crête rosacée 13 } 8 mâles
5 femelles

Malgré que les séries ne soient pas trop grandes il ressort néanmoins clairement que le rythme de la ségrégation du caractère sex-linked barrage et par suite du sexe lui même est le même que celui de la forme de la crête.

II. RYTHME DE SÉGRÉGATION D'UN DIHYBRIDE

Comparaison de ce rythme avec celui d'un monohybride et celui du sexe.

Pour l'étude du rythme d'un dihybride nous avons pris les pattes emplumées. Il résulte des études faites à ce jour par les génétistes anglais et américains¹⁾, ainsi que de nos propres études sur la question, que la patte bien emplumée possède deux facteurs. En croisant des sujets bien emplumés avec des sujets à pattes nues d'un génotype connu, on obtient une première génération de sujets emplumés. En croisant ensuite les sujets F¹ entre-eux on obtient 15 pattes emplumées pour 1 patte nue. En comparant donc les deux caractères, nu et emplumé, on doit obtenir un rythme de ségrégation nettement différent de celui du monohybride, si bien entendu rythme il y a.

Les parents employés sont ceux utilisés dans l'essai fait pour l'étude du rythme de monohybrides crête rosacée: crête simple, signalé plus haut en A. Nous avons tenu à opposer dans le même animal une dissociation monohybride, une dissociation dihybride, et enfin la dissociation sexuelle. Dans l'expérience présente nous avons donc en présence a) la ségrégation emplumé: patte nue d'après la formule 15 emplumés: 1 patte nue; b) la ségrégation de la crête d'après la formule 1 rosacée: 1 simple; c) la ségrégation sexuelle qui se fait aussi d'après la formule 1 mâle: 1 femelle.

¹⁾ HURST, DAVENPORT, CUNNINGHAM, MORGAN et GOODALE, BONHOTE, PUNNETT et BAILEY se sont occupé de la question, surtout à l'occasion de l'étude d'autres caractères. Il en résulte que les résultats ne sont pas toujours certains. Nos travaux montrent que la patte bien emplumée diffère de la patte nue par deux facteurs complémentaires, mais dont le facteur de base est quantitatif.

Voici les résultats de cet essai :

n°. de l'oeuf . .	1	2	4	5	6	7	8	9	11	14	18	19	20	21	22
emplumé ou nu .	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E
nature de sexe .	?	F	M	F	F	F	M	M	F	F	M	M	F	M	F
Forme de la crête	S	S	S	R	S	R	R	R	S	R	S	S	S	S	R
n°. de l'oeuf . .	23	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
emplumé ou nu .	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E
nature de sexe .	?	F	?	F	M	F	M	M	F	F	M	M	M	F	M
Forme de la crête	R	R	S	S	S	R	R	S	R	S	S	R	S	R	S
n°. de l'oeuf . .	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53
emplumé ou nu .	E	E	N	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E
nature de sexe .	?	M	F	M	M	F	M	F	M	M	M	F	M	F	F
Forme de la crête	R	R	S	R	R	S	R	S	S	R	R	S	S	S	R
n°. de l'oeuf . .	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	67	68	69	70
emplumé ou nu .	N	E	E	E	E	E	E	E	N	E	E	E	E	E	E
nature du sexe .	?	F	M	M	F	F	M	F	F	F	F	M	M	M	F
Forme de la crête	S	S	R	R	S	R	R	S	R	S	S	?	R	S	R
n°. de l'oeuf . .	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85
emplumé ou nu .	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E
nature du sexe .	M	M	M	?	F	M	F	?	F	F	F	M	M	F	M
Forme de la crête	S	R	S	S	R	R	S	R	R	R	S	R	S	R	S
n°. de l'oeuf . .	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
emplumé ou nu .	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	N	N	E
nature du sexe .	M	F	M	F	M	M	F	?	F	M	F	F	?	?	M
Forme de la crête	S	S	R	R	S	R	S	R	R	R	S	S	S	S	R
n°. de l'oeuf . .	101	102	103	104	105	106	107	108	110	111	112	113	114	total	
emplumé ou nu .	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E	E 98	
nature du sexe .	F	M	F	M	?	M	F	F	M	F	M	F	?	M 45	F 46
Forme de la crête	R	S	?	S	S	S	R	R	R	S	S	R	R	S 52	R 49

Voici le relevé des séries:

[illegible][illegible]

Ces résultats font ressortir:

- a) que chaque type de dissociation a son rythme caractéristique ;
- b) que la ségrégation du dihybride s'opère également suivant un rythme irrégulier, mais nettement différent de celui d'un monohybride ;
- c) l'analogie entre le rythme de ségrégation d'un monohybride croisé avec un homozygote récessif, et le rythme de ségrégation du sexe.

Conclusions: Les données précitées montrent que le rythme de la ségrégation sexuelle mâle: femelle est le même que celui obtenu en croisant un caractère avec un facteur dominant hétérozygote avec un caractère récessif homozygote. Il en résulte:

- 1°. que la différence entre le sexe mâle et le sexe femelle est due, chez la volaille, à un seul facteur mendélien ;
- 2°. que l'un des deux sexes est un monohybride, l'autre se comportant comme un récessif homozygote.

(Institut de Zootechnie de Louvain, 1925)

HET CELKUNDIG-ERFELIJK ONDERZOEK IN DIENST GESTELD VAN DE VEREDELING DER HYACINTEN, NARCISSEN EN TULPEN

door

W. E. DE MOL

Na eenigermate uitgeweid te hebben over vermeende ontstaansoorzaken aangaande polyploidie schrijft onze naamgenoot W. DE MOL in zijn dissertatie, welke onlangs aan de landbouwhoogeschool te Wageningen verschenen is: „Anders is het met die gevallen, waarbij men kunstmatig de polyploidie tot stand heeft gebracht. Aan deze experimenten moet groote waarde worden toegekend. Ik wijs hier op onderzoeken van EL. en EM. MARCHAL, WINKLER en W. E. DE MOL. Hoe veel belovend hun resultaten ook zijn, toch laten zich daaruit nog geen algemeene conclusies trekken”. Met deze opinie kunnen wij ons geheel vereenigen en dientengevolge komt het ons niet ongewenscht voor, thans eenige mededeelingen te doen betreffende den stand van dat deel van ons experiment, hetwelk erop gericht is tot algemeener conclusies in dezen te geraken. Na het ontdekken der dwerg-knopvariëties, gekenmerkt door een geringer aantal chromosomen in de kernen van het soma, werd op 2 wijzen getracht soortgelijke veranderingen kunstmatig te voorschijn te roepen. Van de variëteiten *Gertrude* (diploïd, 16 chromosomen in de somatische kernen) en *Grand Maître* (triploïd, 24 chromosomen in de somatische kernen) werden in Augustus 1922 geholde bollen, waarvan te vermoeden viel, dat de vorming van nieuwe vegetatiepunten was aangebroken, aan de werking van Röntgenstralen onderworpen (Coolidge-buis; afstand 50 cm; parallel-vonkenbaan 38 cm; 2 milli-ampère; geen filter). Verder werden van dezelfde variëteiten eenige bollen op de aangesneden plaats bestreken met lichte teerolie, carbololie, kreo-sootolie of anthraceenolie. Alle bollen werden bijna 2 jaren voortge-

kweekt. Het aantal jonge klisters, dat zich had ontwikkeld, bleek gering te zijn en wellicht was de groei er van ook trager dan in normale gevallen. Verder konden wij geen bijzonderheden bespeuren.

Hebben wij het wellicht nog niet in de hand gehad, het aantal chromosomen der kernen van het soma langs deze wegen kunstmatig en blijvend te veranderen, andere waarnemingen wekken o.i. het vermoeden, dat *langs den weg der bastaardeering* dusdanige wijzigingen na grondige studie van het veredelingsmateriaal op te wekken zullen zijn. Wij hebben hier het oog op onze onderzoeken betreffende eenige *Narcissus*-verscheidenheden van het *Incomparabilis*- en van het *Barii*-type, nl. *Early Surprise*, *Lucifer*, *Fuselier* en *Seagull*. Dergelijke typen ontstaan in eerster instantie tengevolge van kruisingen tusschen *Narcissus poeticus* en *N. Pseudonarcissus*. De genoemde 4 bastaarden schonken door somatische variatie het aanzijn aan vormen, gekenmerkt door veel grootere afmetingen. Wij waren in de gelegenheid, een vergelijkend celkundig onderzoek in te stellen aangaande *Lucifer*, *Fuselier* en de daaruit ontstane knopvariaties. Hieruit bleek, dat *Lucifer* en *Fuselier* diploïd zijn (14 chromosomen), dat de knopvariatie uit *Lucifer* hoogstwaarschijnlijk en dat de knopvariatie uit *Fuselier* met zekerheid als tetraploïd beschouwd mag worden (28 chromosomen). Het ligt dus voor de hand, aan te nemen, dat de somatische kernen dezer knopvariaties samengesteld zijn uit 14 chromosomen van *Narcissus poeticus* en 14 chromosomen van *Narcissus Pseudonarcissus*. Nemen wij aan, dat overkruising en chiasmatype tusschen homologe chromosomen van *N. poeticus* en *N. Pseudonarcissus*, zoo zij bestaan, slechts tot de uitzonderingen behooren en dat de reductiedeeling niet met dezelfde regelmatigheid verloopt als bij de diploïde variëteiten, dan zullen er althans in bepaalde gevallen geslachtskernen ontstaan met 14 chromosomen van *N. poeticus* en 14 chromosomen van *N. Pseudonarcissus*. Dit baant ons wellicht den weg tot het verkrijgen van triploïde variëteiten van *N. poeticus*, die wij tot heden onder de in cultuur zijnde verscheidenheden nog niet hebben kunnen ontaakken. Wanneer wij ons voorstellen, dat het verschijnsel der polyploïdie op de cultures van *Narcissus poeticus* denzelfden stempel vermag te drukken als het dat reeds gedaan heeft op de cultures van *Narcissus Pseudonarcissus*, dan behoeft de beteekenis van het celkundig onderzoek in dergelijke gevallen niet nader in het licht gesteld te worden.

Tot zoover onze opmerkingen over de somatische kernen.

Daarnaast werd *het experiment betreffende de verdubbeling van geslachtskernen* uitgebreid. Zoowel bij nieuwere, robuste, heteroploïde variëteiten van *Hyacinthus orientalis* (o.a. Dr. Lieber) als bij oudere, diploïde (o.a. *Marchioness of Lorne*) bleek dit verschijnsel onder bepaalde omstandigheden opgewekt te kunnen worden. Eenige variëteiten van *Narcissus poeticus*, verscheidene vroegbloeiende en laatbloeiende variëteiten van *Tulipa Gesneriana* en sommige *Bellevallia*-soorten betrokken wij tevens in onze proefneming. Voor dezelfde invloeden, die de kernen der pollenkorrels van *Hyacinthus orientalis* tot verdubbeling (van aantal) brachten, bleken de geslachtskernen van *Narcissus* en *Tulipa* ongevoelig te zijn. Wel namen wij waar, dat de steriliteit somtijds aanmerkelijk verhoogd was. Onder de duizendtallen stuifmeelkorrels van *Tulipa*, welke gecontroleerd werden, troffen wij er 2 malen één aan van een dusdanige abnormale grootte, dat diploidie vermoed mocht worden. Daarentegen schijnen de kernen van het *Bellevallia*-pollen wel tot verdubbeling (van aantal) gebracht te kunnen worden, zoodat men tot tweeërlei aannamen gesuggereerd kan worden: 1° het is een speciale eigenschap van het genus *Hyacinthus* om onder de toegepaste invloeden verdubbeling van geslachtskernen tot stand te brengen; 2° het in trosvorm verschijnen der bloemen werkt er toe mee, dat de gevolgen van bepaalde wijzigingen in de uitwendige omstandigheden, gezien het grootere operatieveld, beter in alle nuances tot uiting kunnen komen.

Nu wij hebben aangetoond: 1°, dat factoren, die ons tot heden onbekend zijn, een wijziging van de structuur der *somatische kernen* kunnen bewerkstellingen (de dwerg-knopvariëties); 2°, dat bastaardeering tusschen verschillende soorten of variëteiten waarschijnlijk aansprakelijk gesteld kan worden voor verdubbeling van *het aantal chromosomen in het soma* (de narcissenbastarden) en 3°, dat factoren, welke ons ten deele wel bekend zijn, verdubbeling der *mannelijke geslachtskernen* kunnen veroorzaken, zal het des te meer belangstelling kunnen wekken iets te vernemen over een buitengewoon interessant geval van afwijkend gedrag der *vrouwelijke geslachtskernen*. Den 3en Maart 1921 fixeerden wij een aantal vruchten van de enkelbloemige, vroegbloeiende tulp *Pink Beauty*, die zich op een zeer eigenaardige wijze ontwikkeld hadden. Reeds vóór dat de bloei aangebroken was, begon van verscheidene exemplaren, die binnenshuis in potten gekweekt waren, het vruchtbeginnsel uit te groeien tot vrucht. Deze vruchten bevatten talrijke zaden, waarin een normale kiem tot ontwikkeling was gekomen,

hetgeen ons door microtoompreparaten nog werd verduidelijkt. De oorzaak der zaadvorming kan niet gezocht worden in ontijdige zelfbestuiving, daar het pollen nog geheel onrijp was en variëteiten van *Tulipa Gesneriana* zoo goed als niet door zelfbestuiving tot zaadvorming te brengen zijn. Wij gaven de voorkeur aan directe fixatie boven uitzaaing der zaden, omdat wij ervaren hebben, dat zaden van gebroeiide tulpen dikwijls zeer slecht ontkiemen. De bollen, welke deze abnormale bloemen te voorschijn brachten, hebben wij tot 1924 voortgekweekt in den vollen grond. De bloemen, welke er in 1923 en 1924 aan tot ontwikkeling kwamen, waren geheel normaal. Zelfbestuiving leverde ook nu geen resultaat op, kruisbestuiving wel. Aldus is o.i. genoegzaam gebleken, dat de oorzaak van dit zoo merkwaardige verschijnsel niet gezocht moet worden in somatisch varieeren, doch in bijzondere uitwendige, thans nog onbekende omstandigheden. Nu rijst nog de vraag of apogamie dan wel parthenogenesis heeft plaats gevonden. Ofschoon eenerzijds een nadere studie der preparaten ons bijna dwingt tot de aanname van het eerste, worden wij anderzijds, tengevolge onzer voortgezette cytologische studiën der tulpenvariëteiten tot voorzichtigheid in dezen aangemaand. Na een uitvoerig onderzoek toch, hetgeen bij *Tulipa* op groote moeilijkheden stuit, is ons het volgende gebleken. De vroegbloeiende tulpen *La Candeur*, *Murillo*, *Proserpine*, *Tournesol* en *Witte Duc* bleken diploïd te zijn (24 chromosomen in de somatische kernen). Alle somatische variaties uit *Murillo*, *Tournesol* en *Witte Duc*, van de moedervariëteit verschillende in kleur of vorm, vertoonden, voorzooverre wij ze bestudeerd hebben, geen verandering in de structuur der somatische kernen. Van de boven besproken *Pink Beauty* bestonden de somatische kernen evenwel uit 36 chromosomen, zoodat zij naar het aantal als triploïd beschouwd mag worden. Dit noopt ons tot het stellen der volgende vragen: 1°. is hier het afwijkende aantal chromosomen debet geweest aan het tot stand komen van vruchten en zaden zonder dat bevruchting heeft plaatsgegrepen, in dier voege, dat met uitschakeling der reductiedeeling, langs apogamen weg dus, triploïde kiemen ontstaan zijn of dat, na reductiedeeling, een zeker aantal vrouwelijke geslachtskernen uit een dusdanig aantal en een zoodanige keur van chromosomen is samengesteld, dat de bevruchtingsact als stimulans tot ontwikkeling eener kiem overbodig is geworden? 2°. Staat het waargenomene *niet* in verband met heteroploïdie, zoodat eens de invloed te ontdekken zal zijn, welke aange-

wend kan worden tot het verkrijgen van vrouwelijke geslachtskernen, waarvan het aantal chromosomen gelijk is aan dat der somatische kernen? 3°. Indien vrouwelijke geslachtskernen door uitwendige omstandigheden voor verdubbeling vatbaar blijken te zijn, gaat hiermede dan al of niet apogamie noodzakelijkerwijze gepaard?

Het celkundig onderzoek van 2 groote *Breedertulpen*-variëteiten en van 1 groote *Darwintulpen*-variëteit bracht nog aan het licht, dat zij diploïd waren en dat de somatische kernen uit 24 chromosomen van denzelfden vorm en dezelfde grootte bestond als bij de zoeven genoemde vroegbloeiende variëteiten. Daarentegen bleek de *Breedertulp Goliath* hypo-triploïd of triploïd te zijn. *Hierdoor is het ons thans mogelijk, vast te stellen, dat zoowel bij vroegbloeiende als bij laatbloeiende tulpenvariëteiten de heteroploïdie haar intrede gedaan heeft*; verder, dat de in Holland gekweekte variëteiten van *Tulipa Gesneriana* thans ten opzichte van dit verschijnsel dezelfde étappe bereikt hebben als de variëteiten van *Hyacinthus orientalis* omtreeks 1875 en de variëteiten van *Narcissus Pseudonarcissus* omstreeks 1900. Zijn wij tot verdere vergelijking gerechtigd, dan mag voorspeld worden, *dat de heteroploïdie der tulpen niet zal nalaten, invloed uit te oefenen op den habitus van de variëteiten der toekomst*. Naarmate er meer doelbewust gebastardeerd wordt met heteroploïde variëteiten, zal dit sneller geschieden.

Hiernevens dienen wij echter een open oog te houden voor een ander verschijnsel, dat bij de veredeling zoozeer zijn invloed laat gelden, nl. *het luxuriëren*. Zoo groot blijkt die invloed te zijn, dat menig onderzoeker in de verleiding komt het ontstaan zulker diploïde kwantitatieve extremen als bewijsgrond aan te dragen tegen onze vaste overtuiging, dat heteroploïdie onder zekere voorwaarden kan voeren tot robustere vormen dan diploïdie. Hoe belangwekkend het ook moge zijn, na te gaan in welke sterke mate luxuriatie en heteroploïdie als om strijd de in cultuur genomen vormen robuster en steviger maken, toch willen wij er thans niet over uitweiden. Liever maken wij nog melding van een merkwaardig feit, hetgeen naar wij meenen steun verleent aan onze zienswijze, dat deze twee vergrootingsprincipes niet in nauw causaal verband met elkaar staan; anders gezegd, dat in het luxuriëren — zoo wij daar onder verstaan: het te voorschijn treden van grootere vormen tengevolge eener combinatie van normaal haploïde geslachtskernen, die doorgaans genotypisch verschillend zijn — niet de oorzaak der heteroploïdie is gelegen.

Voor *Tulipa silvestris*, welke W. VAN POETEREN te Delft zoo vriendelijk was ons toe te zenden in Augustus 1920, konden wij vaststellen, dat de somatische kernen uit meer dan 40 chromosomen — van dezelfde grootte en denzelfden vorm als bij *Tulipa Gesneriana* — bestonden. Naar alle waarschijnlijkheid is het juiste aantal 48, zoodat *Tulipa silvestris* als tetraploïd te beschouwen is. Nu behoort *T. silvestris* L. met o.a. *T. australis* LINK., *T. gallica* LOIS., *T. Grisebachiana* PANT. tot de z.g. *palaeotypische vormen*, dat zijn verscheidenheden, die in voorhistorischen tijd reeds bekend waren en onafhankelijk van de menschelijke cultures ontstaan moeten zijn. Wat de afmetingen aangaat, verzinkt de *heteroploïde T. silvestris* in het niet bij de *diploïde* variëteiten van *T. Gesneriana* der hedendaagsche cultures. Vergeleken met den palaeotypischen vorm *T. australis* zij evenwel opgemerkt, dat de bloemen van *T. silvestris* 4 à 5,5 c.M. lang, die van *T. australis* 2 à 4 c.M. lang worden. Hoewel vele onderzoekers het er over eens zijn, dat er tusschen *T. silvestris* en *T. australis* een dusdanig phylogenetisch verband bestaat, dat men de eene soort beschouwt als te zijn voortgekomen uit de andere, nemen sommigen aan, dat *T. silvestris* uit *T. australis* is ontstaan, terwijl anderen *T. australis* voor den phylogenetisch ouderen vorm houden. Laten wij hopen, dat het voortgezet cytologisch onderzoek deze strijdvrage tot een afdoende oplossing kan brengen. Zou *T. australis* diploïd blijken te zijn, dan hebben wij hier in *T. silvestris* voor ons: *een merkwaardig voorbeeld van heteroploïdie uit voorhistorischen tijd, wellicht niet of in geringe mate verdoezeld door het bij Tulipa zoo rijkelijk verbreide luxurieeren*. Misschien ware dan na te gaan of en in hoeverre klimaatwijzigingen verband houden met het optreden van heteroploïdie.

Terloops zij hier nog opgemerkt, dat, nu het voorkomen van heteroploïdie voor *Tulipa* is vastgesteld, het probleem van den oorsprong der z.g. „dieventulpen” naar alle waarschijnlijkheid tot nadere oplossing gebracht kan worden. Treffen wij ze aan tusschen heteroploïde variëteiten en blijken zij dan steeds dezelfde kernstructuur te bezitten als deze, dan mag veilig aangenomen worden, dat zij haar ontstaan te danken hebben aan somatische variatie of modificatie. Ervaren wij daarentegen, dat zij, voorkomende tusschen heteroploïde variëteiten, diploïde zijn, dan is het niet te gewaagd te besluiten, dat zij vormen vertegenwoordigen, die eens op de een of andere wijze tusschen onze hedendaagsche cultuurvariëteiten geraakt zijn en door hun buitenge-

woon snelle vegetatieve vermeerdering den strijd om het bestaan te boven komen. Gesteld, dat de verschijning der „dieven” op somatische variatie berustte, dan zou het toch al zeer frappant zijn, indien aan deze wijziging van vorm en kleur steeds een herleiding van het aantal chromosomen tot het diploïde aantal ten grondslag lag.

Het hier en reeds vroeger te berde gebrachte aangaande ons experiment met *Euhyacinthus*, *Eutulipa* en *Eunarcissus* moge er toe bijdragen, dat aan elk dezer begrippen, zooals zij in de systematiek zijn vastgesteld, de waarde toegekend worde van een *syngameon* (LOTSY); in deze speciale gevallen is het, naar onze bevindingen, gelijk te stellen met een *karyotypus* (DELAUNAY).

Wij hopen het vermelde, getoetst aan de desbetreffende literatuur, uitvoeriger te behandelen in ons boek: „De wetenschappelijke beteekenis van de veredeling der Hollandsche bloembolgewassen”

en veronderstellen, dat het in de toekomst mogelijk zal blijken, langs verschillende doelbewuste wegen tot verdubbeling van geslachtskernen te komen, hetgeen beteekent, dat er een thans nog niet te overzien terrein van celkundig-erfelijk onderzoek op ontginning wacht.

Bovendien zullen daardoor, met betrekking tot de wetenschappelijke veredeling der landbouw- en tuinbouwgewassen, nieuwe perspectieven geopend worden.

SUMMARY

1. By means of X-rays and tar-oils we have perhaps not been able to cause hereditarily constant variation in the structure of the somatical nuclei in the diploid and heteroploid varieties of *Hyacinthus orientalis* but at the utmost slackening in growth and at the same time weakening of the experimental objects.
2. Tetraploid somatical varieties have sprung from diploid crossing-products between *Narcissus Pseudonarcissus* and *Narcissus poeticus*.
3. Suchlike somatical varieties may be used in getting triploid varieties of *Narcissus poeticus*, which until now we did not yet meet with amid the dutch cultures.
4. Under similar external influences it appears to be possible to cause duplication of masculin sexual nuclei in robust, heteroploid as

well as in smaller diploid varieties of *Hyacinthus orientalis* and in *Bellevia*; not in *Tulipa Gesneriana* and *Narcissus poeticus*.

5. In extremely rare cases diploid pollen grains may probably arise in *Tulipa Gesneriana*.
6. By the reaction of thus far insufficiently known external influences the triploid *Tulipa Gesneriana* var. *Pink Beauty* appears to be able to form germ-provided seeds without preceding fecundation.
7. Into the cultures of *Tulipa Gesneriana* in Holland the symptom of the heteroploidy has entered; it is found there in the same stadium as about 1875 in *Hyacinthus orientalis* and as about 1900 in *Narcissus Pseudonarcissus*.
8. The occurrence of heteroploidy in tulip cultures may perhaps contribute to clear up the difficulties in explaining the origin of thief tulips.
9. In *Tulipa silvestris* and in *Tulipa Gesneriana* the chromosomes have the same shape and the same bulk.
10. In comparison to *Tulipa Gesneriana*, *Tulipa silvestris* is tetraploid or hypo-tetraploid.
11. *Euhyacinthus*, *Eutulipa* and *Eunarcissus* each represent a syngameon (LOTSY) and a karyotypus (DELAUNAY).

(Lecture delivered before the „Nederlandsche Genetische Vereeniging, afdeling Plantenteelt" ¹⁾, Jan. the 6th, 1925).

¹⁾ i. e. Dutch Society for Genetics, Section for Plant Breeding.

THE INHERITANCE OF SEEDWEIGHT IN THE GARDENBEAN (*Phaseolus vulgaris*). I.

M. J. SIRKS (Wageningen)

(Received May 23d 1925)

Since NILSSON-EHLE has introduced his principle of polymery, a great lot of work has been done by other geneticists (miss TAMMES, CASTLE, EAST, EMERSON, FEDERLEY, FRETS, LANG, SHULL, TSCHERMAK o. a.) showing this hypothesis to be in accordance with all results obtained and thusfar the only one, that gives a sufficient interpretation of the inheritance of so-called quantitative characters. In 1916 already EAST concluded from the data then available, that „the volume of this work is large and the data reported without exception, can be interpreted as Mendelian” (1916, p. 175) and he proposed his eight requirements, „that should be met by the pedigree-culture data when all populations succeeding the original cross are obtained by selffertilization.” Notwithstanding GATES has recently criticized (1923) this interpretation and gave as his opinion, that „no instance of the inheritance of multiple Mendelian size-factors can as yet be regarded as proven in the sense, in which ordinary behaviour of multiple Mendelian factors, with either complete dominance or separate recognition of the heterozygote, and clear segregation, is proven” (1923, p. 14). GATES summarizes his results on flowersize in *Oenothera* as follows: „A uniform and more or less intermediate F_1 is followed by wide segregation in F_2 , not only between different individuals but also as regards the length of petals on the same plant, and even in the same flower. The smallest flowers obtained had petals less than half as long as the smaller parent (biennis): the largest flowers equalled, but did not exceed those of rubricalyx. This segregation may be continuous or discontinuous, and appears to be quite haphazard, often resulting in a two or three peaked curve for a single plant, larger and smaller petals occurring interming-

led sometimes even in the same flowers. In the F_3 and F_4 similar phenomena of segregation or variability occur, but they are much less marked in F_4 than in F_3 " (p. 43). These results of GATES seem to be rather complicated; in my opinion however they are not at all contradictory to the general opinion as formulated by EAST, while they can be interpreted very well as a case of multiple Mendelian inheritance, confused however by other phenomena, as perhaps a somatic segregation.

The analysis of such quantitative characters may be rather complicated; the problem indeed is still far from being solved. This paper therefore is intended to give a further contribution to our knowledge of the inheritance of seedweight in the gardenbean.

A complete research into the inheritance of seedweight in the gardenbean should enclose three groups of questions :

1) Is there any indication for the occurrence of xenia, that is: is the seedweight of seeds obtained by hybridization (in TSCHERMAKS nomenclature SGI, first seedgeneration) the same as that of selfed seeds on the motherplant, or do these seeds, that contain an F_1 -embryo, show any influence of the pollenparent anyhow? Researches into this have been published already by TSCHERMAK (1922) but they are not agreeing with each other absolutely; from the results thusfar obtained from my own artificial crossings I should like to conclude, that these S G I-seeds will be a little heavier than the selfed seeds if the motherplant is a light - and whiteseeded one, but that they will show a rather strong metroklyny ; if the pollenparent is of a light- and white-seeded race, while the motherplant is a coloured and heavy-seeded one, then the S G I-seeds will be more or less intermediate. The researches concerning this problem of xenia however are not yet finished.

2) Can the number of multiple (polymeric) factors, that are the cause of the difference in seedweight between two races of gardenbeans be estimated in any way? If so, are these factors always of the same nature, are they always cumulative and equivalent and what is their function?

3) Is there any relation (linkage or other) between these seedweight-factors and other genetic factors and of what nature is this relation?

In an earlier paper (1920) I published the results of an analysis of the colourfactors in a spontaneous hybrid in the gardenbean and I

promised then a further study on other characteristics such as seed-weight. Being occupied by various other duties, the extensive collection of ciphers, that was obtained from this spontaneous hybrid and its posterity, was left till more time would allow me to work out the rather complicated calculations, that were to be made. Now the results of this part of my researches, concerning the problems mentioned above under 2 and 3, have reached a final state, so that I should like to publish them. Those of some artificial crossings have not yet been sufficiently elaborated to give well-founded conclusions.

The method by which the seedweight of all plants was measured, was as follows. Both parents were unknown so far as their seedweight is concerned; the motherplant did not belong to a pedigree-culture and the pollenparent could not be found out with certainty. The seed-colour of both parents however could be determined very well; that of the seedparent was a marbled purple, while the father had been a white-seeded plant, as known from the segregation in the F_2 -generation according to 3 coloured: 1 white plants. The meanvalue of the 106 seeds, that were produced by the F_1 -plant could be measured to be 30.87 cgr. with a mean error ($\sigma : \sqrt{n}$) of 0.31. The weight of all seeds was measured individually, in the beginning with a very accurate chemical balance, in following years by means of a so-called torsionbalance (Hartmann and Braun), accurate for 1 milli-

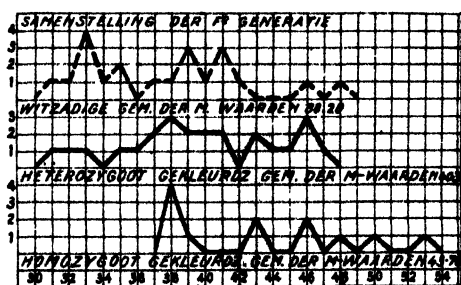


FIG. 1. Composition of the F_2 -generation. The upper dotted line represents the white-seeded plants (total mean 38.20); the second line the heterozygous coloured plants (total mean 40.35) and the bottom line the homozygous coloured plants (total mean 43.76).

gram. This balance is very well suited for such measurements of individual seedweights and allows the weigher to measure about 300 beans in an hour. Because of its accuracy of 1 mgr. it may be preferred to the ingenious, but too simple glass-balance, constructed by SAX (1922) that is accurate for 1 cgr. only and therefore causes much greater errors.

Not all the seeds could be weighed individually from the 80 F_2 -plants that were grown; want of time was the cause that this could be

done of 59 plants only. The individual seeds of these 59 F_2 -plants were weighed and the mean of each plant calculated with its mean-error ($\sigma : \sqrt{n}$); the results are summarized in table I, while they have been

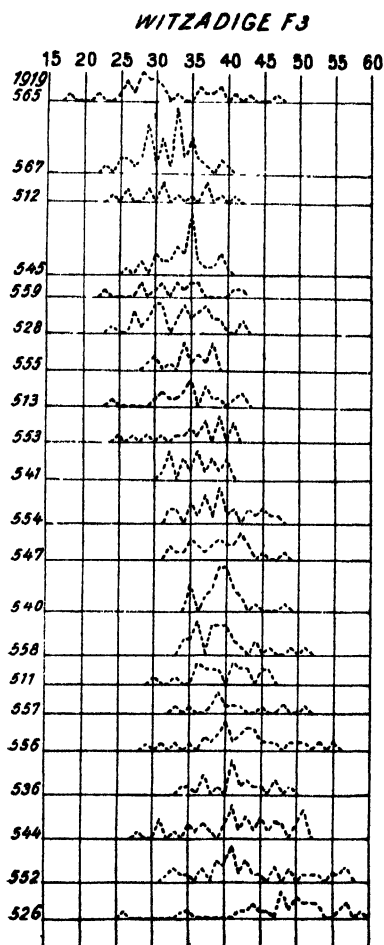


FIG. 2. Curves of the white-seeded F_2 -families.

grouped into groups with 1 cgr. difference in the frequency curves of figure 1. The 59 F_2 -plants may be classified into 3 groups:

a) whites, b) coloured plants that were heterozygous for the colourfactor as shown by their F_3 -posterities, segregating into coloured and white plants, and c) coloured plants, homozygous for the colourfactor. In this F_2 -generation a very striking fact is apparent; the 21 white-seeded plants varied between 31.68 ± 0.74 and 48.39 ± 0.63 with a mean derived from all individual means of 38.20; the 24 heterozygous families between 31.76 ± 0.45 and 47.78 ± 0.62 and a derived mean of 40.35; while 14 homozygous plants varied between 38.17 ± 0.62 and 53.16 ± 0.98 , and a general mean of 43.76. It is obvious that the white-seeded segregates have a lower mean seedweight than the heterozygotes, and that these again are beneath the homozygotes. This corresponds with the results of SAX (1923), who found in an analogous F_2 -generation the

mean of all whites to be 26.4, that of all pigmented ones being 29.0. The average weight of all homozygous segregates was calculated by him at 30.7, that of the heterozygous F_2 -plants at 28.3. Both SAX and I found thus a greater difference between homozygotes and

heterozygotes than the difference between the mean of all heterozygotes and that of all white plants. For the rest this F_2 -generation was too small to justify any conclusions.

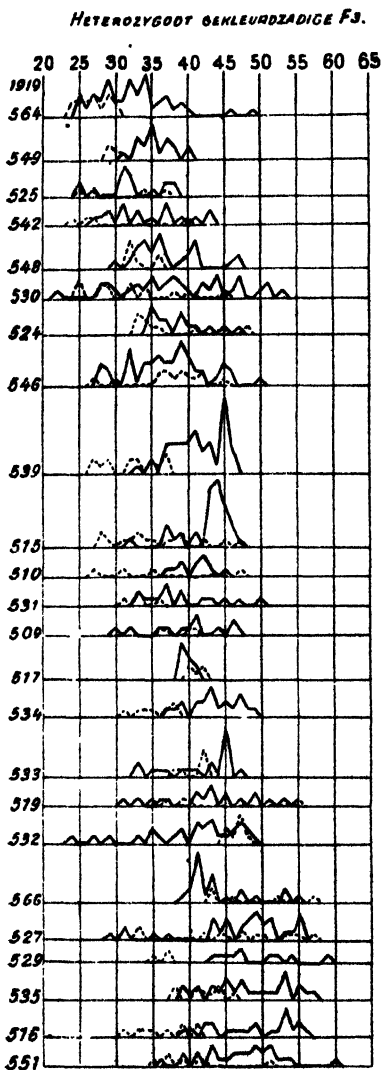


FIG. 3. Curves of the mixed coloured and white F_3 -families. (Full line represents the coloured individuals; dotted line the white-seeded ones).

All 59 F_3 -families, the F_2 -parents of which had been weighed, were worked out during the winter 1919—1920 in the same manner as the F_2 -generations had been done. In table II the results of these weighings and calculations are summarized in 3 groups: the white-seeded F_3 -families, brought together in table II A are graphically represented in figure 2 with a class difference of 1 cgr.; the mixed white and coloured families from table II B in fig. 3 and the homozygous coloured ones in table II C and figure 4.

In these tables the five columns are indicating: the individual number of the F_3 -plant; the number of seeds of this plant; the mean-seed-weight in centigrams; the mean error ($\sigma : \sqrt{n}$) and the genotypical group, to which the plant may be esteemed to belong. This estimate of the number of genotypical groups, that is present in each F_3 -family, is of course a rather rough one; with the aid of the formula: difference between mean values $> 3 \sqrt{(mE_1^2 + mE_2^2)}$ (mE = mean error) one can ascertain very well, if two individuals may be regarded as belonging to the same or to different genotypical groups, but the total number of such groups that can be

realized in the family, will in most cases be greater than the estimated number, because of the very probable absence of the extreme segregates in a series of recombinations of multiple factors. Nevertheless

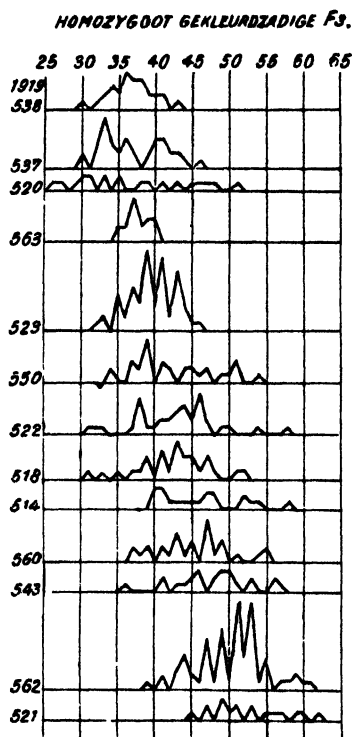


FIG. 4. Curves of homozygous coloured-seeded F_3 -families.

and high modes alternating at each two classes of seedweight. The width of the curve is associated with the number of genotypical groups, that is estimated to be present in the family in the way mentioned above; the numbers of genotypic groups of F_3 -families (A, B and C) are brought together in table III and graphically represented in figure 5. Among the whited-seeded families this number varied from 5 to 13, with a mean of 8.66; among the mixed coloured-white families from 3 to 14 and a mean of 9.45 and among the homozygous coloured ones they vary between 3 and 12, mean 8.46. Though the way of estimating these numbers must be admitted to be a rather rough one and

this way, though a very circumstantial one, is the only one, that can lead to a somewhat exact estimate of the factors involved. The method of CASTLE (1921 *a, b*) was not only impracticable in my researches, but seems to be a rather useless one (cf. SHULL, 1921).

In the figures 2—4, the F_3 -families are arranged according to the mean-values of the F_2 -plants from which they descended. It is very clear, that in these F_3 -families the same arrangement is found; the frequency-curves are moving slowly from the left to the right. Then these frequency-curves of F_3 -families show a great difference as regarding their amplitudes; some of them being very wide and the apices rather low; others having a rather narrow amplitude and high tops. These last are in many cases of a striking form: rather deep minima

not all free from defects, the fact is striking, that the mean of the numbers of genotypical groups among the mixed families is about 1 more than the means of numbers in white and in coloured families

The sharp distinction in minima and modes in some F_3 -curves and still more apparent in the F_4 -families to be discussed later, are in my opinion indicating that in these families the numbers of seedweight-factors involved are diminished; the distribution of all individuals into distinct genotypical groups is more clear and the value of the

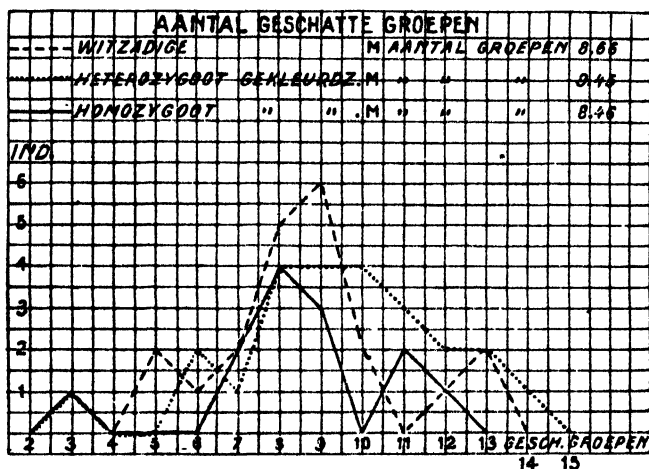


FIG. 5. Number of genotypical groups estimated to be present in the F_3 -families.

block line = white-seeded families.
dotted line = mixed families.
full line = homozygous families.

differences between two neighbouring groups is nearly always about 2 centigrams.

Among these mixed F_3 -families 3 types may be distinguished: *a*) all or nearly all white-seeded plants are of a light weight so that they are found in the upper part of the tables; in some cases one or two plants however make an exception and belong to the most weighty plants; *b*) all whites are of a great seedweight and are thus found together at the end of the tables; *c*) the white-seeded plants are scattered rather regularly among the coloured ones. From these cases *a*) is most represented; *b*) is found only in two families (532 and 566) and *c*) in six families (509, 517, 525, 527, 533, 546).

The difference between the whites and the coloured plants in these mixed F_3 -families is especially apparent, when the general mean of all the coloured plants and that of all the whites are compared (table IV and figure 6). If the whites are taken at zero, it is obvious that the general mean of the coloured ones in the families of group *a* is always considerably greater and thus

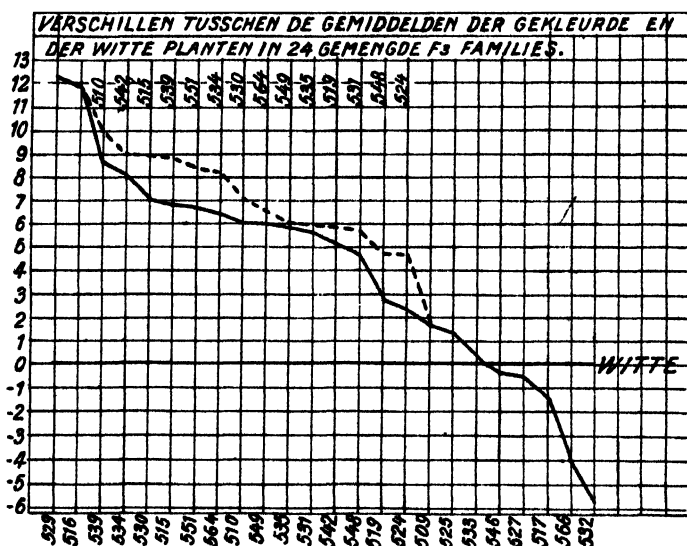


FIG. 6. Differences between the means of all the coloured and of all the white plants in the 24 mixed F_3 -families. The dotted part of the curve results after elimination of the white crossovers.

positive and of course still more if the exceptional heavy whites are eliminated before the calculations are made (dotted line in fig. 6); in the families of group *c* the mean of the coloured plants is only slightly positive or negative, but very near the line of zero, while in the *b*-families the mean of the coloured plants is very decidedly negative.

Furthermore a number of F_4 -families, the parents of which belonged to groups *b* and *c*, were grown and measured in the same way; the four families, descendants from F_3 -plants out of *b*-families 532 and 566 (table V, figure 7) show very clearly, that the white-seeded plants are again of those with the greatest seedweight, with some excep-

tional plants, that were of a very light weight; the eight F_4 -families, that came from F_3 -plants belonging to c -families (525, 527 and 546) have the whites again scattered in a regular manner among all the others (table VI, fig. 8). The differences between the general

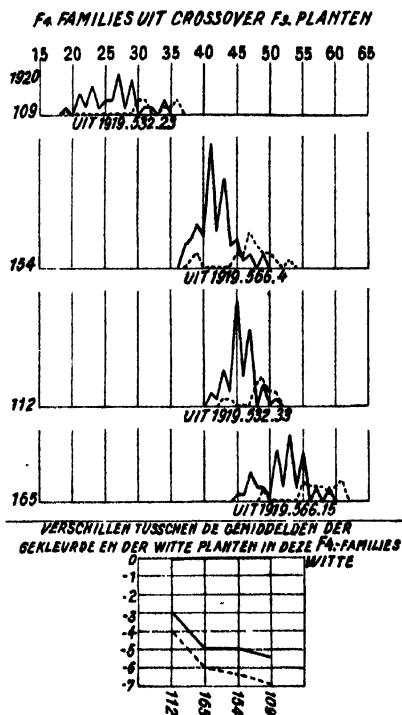


FIG. 7. Curves of F_4 -families from crossover F_3 -plants. Differences between the means of all the coloured and of all the white plants in these F_4 -families without (full line) and with (dotted line) elimination of crossovers.

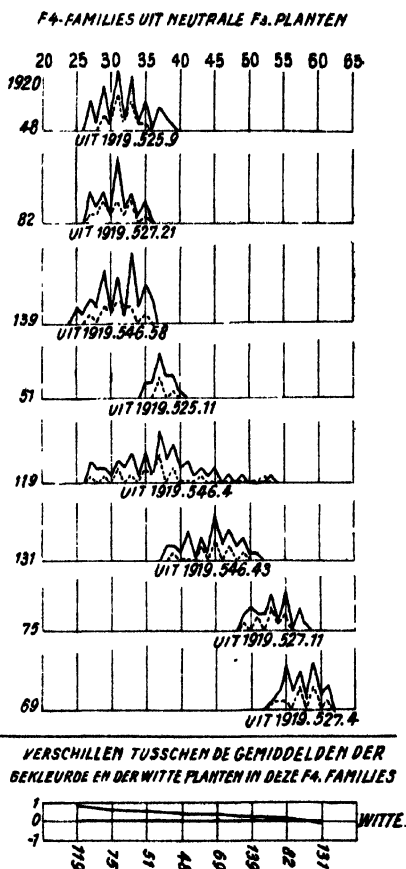


FIG. 8. Curves of F_4 -families from neutral F_3 -plants. Differences between the means of all the coloured and of all the white plants in these F_4 -families.

means of all the whites and that of all the coloured plants are here also in the first case strongly negative, in the other about zero.

DISCUSSION

From the data given above, it might be supposed a priori that a certain correlation or association exists between the P-factor, whose presence is necessary for the development of each colourfactor in the seedcoat, and a factor, influencing the seedweight. In his paper SAX (1923) concluded already to this association from the mean-values of the F_2 -segregates. His conclusion however was rather poorly founded; the P-factor as such could very well be the only responsible factor, increasing the seedweight by its presence; its allelomorph p would then diminish the seedweight or at least be neutral.

The analysis of the F_2 -families one by one however makes it clear, that here a separate factor, linked with the P-factor is at work. The fact, that nearly all the white plants group among the light-weighting ones, is as such no evidence for the existence of these separate factors; neither the appearance of the few exceptional heavy whites. For it might be that from a crossing, where besides the P-factor only one or two other colourfactors are playing a part (PpAa for instance), plants should arise containing the P-factor only without other colourfactors, but nevertheless white-seeded (PPaa and Ppaa). These white-seeded plants should have in this case the increased seedweight of the coloured plants. According to this supposition the occurrence of the families belonging to groups *b* and *c*, were unexplicable; the F_4 -families are evidently of the same nature as their F_2 -parents.

The only hypothesis in accordance with all data is this one, that the groundfactor P or its allelomorph p is linked with an other factor, that influences the seedweight, while this linkage is not absolute, but may be annihilated by crossing-over. The function of this seedweight-factor can be thought in two ways:

a) The seedweight-factor is one member of a series of multiple factors (polymery) that are caused by accumulation of the whole gradation of seedweights in beans and may be or may not be, all of the same value;

b) The factor is a factor, working in the seedcoat in a direction inverse to that of the accumulating multiple factors for seedweight and inhibiting the increase of the seed above a certain value.

In the first case the factor that might be written as G (growth) must be supposed to be linked to the P-factor; the heavy coloured seeds are

then of the formula PPGG, the whites ppgg; their normal gametes PG and pg, while crossover-gametes may be produced of the formula's Pg and pG and so by combinations of these crossovergametes with normal gametes or with each other, individuals may be produced of the formulés:

- 1) PPgg and Ppgg (coloured-light);
- 2) ppGg and ppGG (white-heavy).

The other case may be represented by an inhibiting factor I, that is linked with the allelomorph p of the groundfactor for colour P. So the homozygous heavy-coloured plants are of the formula PPii, the light-seeded whites ppII, while the linkage is found between P and i on the one side, p and I on the other. This supposition is in my opinion more probable than that mentioned above under a, as will be discussed later on and therefore I will give a more full exposure based on this hypothesis.

Supposing the coloured motherplant had PPii and the white-seeded fatherplant ppII as genetic formula, the F_1 -plant will be of the formula Pi. pI, and will produce most gametes of the types Pi and pI, while besides some crossovergametes as PI and pi will be developed. If the proportions between normal gametes and crossovers is supposed to be $x : 1$, the F_2 -generation will contain the following combinations:

- 1) Combinations between normal gametes only: $x^2PPii + 2x^2Pi.pI + x^2ppII$.
- 2) Combinations between a normal and a crossovergamete: $2xPPIi + 2xPpii + 2xPpII + 2xppli$.
- 3) Combinations between crossovergametes only: $1PPII + 2PI.pi + 1ppii$.

These combinations may be grouped otherwise as:

- a) Homozygous coloured F_2 -plants: $1PPII + 2xPPIi + x^2PPii$.
- b) Heterozygous coloured F_2 -plants: $2xPpII + 2x^2Pi.pI + 2PI.pi + 2xPpii$.
- c) White-seeded F_2 -plants: $x^2ppII + 2xppli + 1ppii$

From this constitution of the F_2 -generation some conclusions may be drawn.

First that for a value of $x = 1$, (when both pairs of allelomorphs are segregated independently), the number of F_2 -families, that split up in I-i is equal to that of the homozygous II- and ii-families, in all three groups a, b and c. But if x becomes greater than 1, the number of I-i-segregating F_2 -families among group b (the mixed coloured-white ones) increases at the cost of the II- and ii-families; in groups a and c however the number of I-i-families decreases. If thus a linkage between both factors exists, the number of genotypical groups with different seedweights, that can be discerned among mixed F_2 -families must be greater than the number of these groups among the homozygous coloured and that among the white-seeded families. The means of these numbers really were found to be 9.45 against 8.46 and 8.66.

Secondly it is clear, that among the mixed F_2 -families one should be able to distinguish three types: the F_2 -plants of the structure $Pi.pI$ give a posterity as the F_1 -generation did, because of the linkage Pi and pI ; so the majority of the white plants is found among the light-seeded ones, with the exception of a few whites among the heavy-seeded (formation of pi -gametes by crossing-over and of white $ppii$ -plants). The second type of F_2 -families, born from $PpII$ or from $Ppii$ - F_2 -plants, will not segregate in the inhibiting-factor, but in the P -factor only, and therefore will not show any difference in seedweight between the coloured and the white plants; while the third type, descendants from $PI.pi$ - F_2 -plants, will demonstrate a linkage between P and I on one side, p and i on the other, so that most of the white plants group among the heavy-seeded plants, except some few whites among the light group as the result of re-crossing-over.

Thirdly it may mathematically be derived that the difference between the general mean of the homozygous F_2 -plants and that of the heterozygous ones must bear a certain proportion to the difference between the mean of the heterozygotes and that of the whites. This proportion may be expressed by the formula $\{x + n - 1\} : \{(n - 1)x + 1\}$, if the proportion of normal and crossovergametes is $x : 1$ and that of the values of $II : Ii = n : 1$.

In the following table some of these proportions are calculated:

x/n	0.25	0.50	0.75	1.0	1.25	1.50	1.75	2.0	2.25	2.50	2.75	3.0
1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
2	—2.5	∞	3.5	2.0	1.5	1.25	1.10	1.0	0.93	0.88	0.84	0.80
3	—1.8	—5.0	11.0	3.0	1.85	1.4	1.15	1.0	0.90	0.82	0.76	0.71
4	—1.63	—4.5	∞	4.0	2.13	1.50	1.19	1.0	0.87	0.79	0.72	0.67
5	—1.53	—3.0	—19.0	5.0	2.33	1.57	1.21	1.0	0.86	0.77	0.69	0.64
6	—1.50	—2.75	—11.5	6.0	2.50	1.63	1.23	1.0	0.85	0.75	0.67	0.62
7	—1.47	—2.6	—9.0	7.0	2.64	1.67	1.24	1.0	0.85	0.74	0.66	0.60
8	—1.45	—2.5	—7.75	8.0	2.75	1.70	1.25	1.0	0.84	0.73	0.65	0.59

Supposing that x is greater than 1, and the factors P and i thus linked, then these differences will show a proportion of $x : 1$ for a value of $n = 1$, that is in the case of complete dominance of I over i ; for a value $n = 2$, when Ii is exactly intermediate between II and ii , then the proportion of these differences is $1 : 1$, so that they are equal to each other for each value of x . In the F_2 mentioned above, these differences were: $M. Hom. col. - M. Het. col. = 3.37$; $M. Het. col. - M. Whites = 2.19$ and so their proportion $1.54 : 1$; while SAX had found the differences to be 2.40 and 1.90 or $1.26 : 1$. Thus the fact, that in both F_2 -generations the first difference was considerably greater than the second one, is another argument for the hypothesis, that x is greater than 1 or that a linkage exists, and besides an indication for a value of n in this sense, that $1 < n < 2$, so that the factor I may not be considered as a dominant factor, but rather as a prevalent one.

On the other side this proportion ($M. Hom. col. - M. Het. col.$) : ($M. Het. col. - M. Whites$) that was found to be greater than 1, gives a valuable argument in favour of my supposition, that here an inhibiting factor exercises its function, decreasing the seedweight. If the other possibility, that a G -factor, increasing the seedweight was linked to the P -factor, were realised, the proportion ($M. Hom. col. - M. Het. col.$) : ($M. Het. col. - M. Whites$) would be just the inverse, viz. $\{(n-1)x + 1\} : \{x + n - 1\}$ and one would suppose n to be greater than 2, or that the G -factor in heterozygous conditions would gain less than half its influence in the homozygous, to find this proportion greater than 1. This supposition however is very improbable.

Besides in $TSCHERMAK$'s and in SAX ' results there are more argu-

ments for my hypothesis, that we have to do here with an inhibiting factor. A comparison of the seedweights of the parental races with the weights of the G_I -seeds (seeds, born immediately from the crossing) and the seedweights of further generations (G_{II} -seedgeneration = seed, produced by an F_1 -plant, and so on) makes it clear; especially when taken together with some seedweights, published by JOHANNSEN (1906) for hybridizations of coloured lines:

Author	Mother	Father	G I	G II	G III	G IV
TSCHERMAK I	0.10026 W	0.5732	0.19161	0.2596	0.0979—0.487	
TSCHERMAK II	0.10026 W	0.7415	0.342	0.272—0.373		
SAX I	0.56	0.28 W			0.338 —0.390	
SAX II	0.58	0.21 W			0.234 —0.278	
SAX III	0.48	0.21 W			0.264 —0.313	0.258—0.302
Parents						
JOHANNSEN I	0.369	0.597		0.466		
JOHANNSEN II	0.597	0.506		0.548		
JOHANNSEN III	0.506	0.421		0.453		

The numbers of TSCHERMAK show, that the seedweight of the first seedgeneration (G_I) is very near that of the white-seeded motherplant, the G_{II} somewhat less than the G_I , but still very much beneath the mean of the two parents, while the G_{III} (seed produced by F_2 -plants) shows a considerable dispersion, and reaches in the extremes the seedweight of the white-seeded motherplant, but not at all that of the coloured fatherplant. TSCHERMAK is of opinion, that here a metrocliny is present; I think this interpretation is not quite correct, but that the decrease of seedweight is the result of the inhibiting factor, present in the white-seeded race. The results of SAX are less complete in this direction but the means of the four groups of F_2 -plants, that he has discussed, (mottled, self, eyed and white) are all considerably lower than the mean of both parents and are inclined towards the lightseeded parent, here the pollenparent. So the metrocliny, supposed by TSCHERMAK, should be here patrocliny, and therefore I am of opinion that it is the function of the inhibiting factor only. The crosses of JOHANNSEN are made between coloured races, and here the seeds, produced by the F_1 -plants, had really a seedweight very near to the mean of both parents. In this way the numbers of TSCHERMAK, SAX and JOHANNSEN are arguments in favour of my hypothesis, that an

inhibiting factor is present in all light-seeded white beans, and that this factor is linked to the P-factor.

In this connection some results, obtained by GROTH (1911) are also remarkable. In crosses with tomatoes he came to these conclusions: „Size of cotyledons in the F_1 of tomato crosses depends upon at least two known factors, viz. the absolute size of the cotyledons of the parents, and the size of the seed of the female parent” (I. p. 10) and: „The size (and shape) of the seed of the female parent produces an effect on the heredity of size and shape in the F_1 of cotyledons, which may or may not extend to the first leaves.”

So it may be concluded that all arguments give a plea for the supposition, that the factor, found as linked with the P-factor or with its allelomorph p, is not a member of the series of multiple factors, increasing the seedweight by accumulation, but a factor of an inverse function, inhibiting the growth of a seed. And if the process of seed-growth, resulting in a certain seedweight, is considered from the point of view of embryogeny, it is in my opinion very probable, that this process is not only the result of accumulating multiple factors, but at the same time of regulating factors functioning in the seedcoat.

The problem remains to try an estimate of the value of each of the series of increasing multiple factors and that of the decreasing inhibiting factor. This problem is of course of a very complex nature and is not liable to find a satisfactory solution, based upon one series of results only, as published in this paper. Some words however may be said about this problem.

In many curves of F_3 - and in all F_4 -families it is a striking fact, that the apices are rather regularly distributed with intervals of 2 centigrams. So one would be inclined to see here a difference of genotypical nature and to accept a factorial value of 2 centigrams for all multiple factors. But it is impossible to discern if this value is that of a single factor in intermediate heterozygous state or that of a dominant, homozygous or heterozygous, factor. In the first case each multiple factor would be the cause of a difference of 2 centigrams, the homozygous difference 4 centigrams; in the second case Aa and AA both would give a contribution of 2 centigrams. Therefore it is uncertain if these multiple factors are dominant or more or less intermediate, and so the results of this paper cannot be interpreted, as SAX thought, against,

neither in favour of JONES' hypothesis of linked dominant factors as a cause of heterosis.

The same must be said about the value of the inhibiting factor I, in the above supposed to be linked to the p-factor. The differences between the general mean of all coloured plants and that of all white plants, given above in table IV and in figure 6, for the mixed F_2 -families of group a, vary from 12.50 to 2.42 (without elimination of the cross-overs), while those in the families of group b have been found to be 4.14 and 5.83. These numbers do not represent the real differences for the reason that in the families of group a the means of white and coloured plants both have been influenced by the linkage in this sense, that for both the means calculated are too low, but that the depression caused by the linkage, was greater with the whites than that with the coloured plants, so that the differences calculated are too great. This depression of the means can be expressed in formulas (if the frequency of crossing-over is again supposed to be $x : 1$ and the value of $II : Ii = n : 1$):

Depression of whites: $x (nx + 2)$. Depression of coloured: $\frac{2}{3} \{ x^2 + (n + 1)x + (\frac{1}{2}n + 1) \}$. So the proportion of these depressions is:

$$\frac{\text{Whites}}{\text{Coloured}} = \frac{3x (nx + 2)}{2 \{ x^2 + (n + 1)x + (\frac{1}{2}n + 1) \}} = \frac{Y}{1}$$

and for some values of x and the extreme values of n the value of Y is:

x	1	2	3	4	5	6
$n = 1$	1	1.263	1.364	1.412	1.438	1.455
$n = 2$	1	1.500	1.800	2.00	2.143	2.250

For the families of group b this proportion is just the inverse. Here the means of the coloured plants are depressed more than those of the white plants, with the result that the differences found here are also too great. In formulas this depression is:

$$\frac{\text{Whites}}{\text{Coloured}} = \frac{Y}{1} = \frac{(n + 2)x^2 + (2n + 2)x + 2}{2x + n}$$

This gives for various values of x and of n :

x	1	2	3	4	5	6
n = 1	1	0.681	0.512	0.409	0.340	0.290
n = 2	1	0.600	0.429	0.333	0.273	0.231

As long as the values of x and of n are not exactly known, the real value of the I-factor cannot be calculated with certainty. And moreover there is another reason to doubt, whether the inhibiting influence of this I-factor is always the same.

In table IV it is a very striking fact that the two families with a remarkable great difference between the means of coloured and of white plants (family 529, difference 12.50; family 516, difference 12.08) are at the same time the families with the greatest mean for the coloured plants. From this one might conclude perhaps, that the influence of the inhibiting factor is greater according to the increase of the seedweight or that this influence is intensified above a certain seedweight. All together it is clear, that an exact estimate of the value of this factor may not yet be given.

Finally I think that the results of the multiple factors and that of the inhibiting factor, as supposed in the present paper, may still be made more clear by a hypothetical example, viz. that there are 4 multiple dominant factors, each of a value of 2 centigrams, and one inhibiting factor of a value for $II = 6$, $Ii = 4$, $ii = 0$. The proportions of the various groups of segregated families will be then:

	8	6	4	2	0	-2	-4	-6
Homozygous coloured	81	108	54	12	1			
Heterozygous coloured			162	216	108	24	2	
All coloured plants	81	108	216	228	109	24	2	
White plants				81	108	54	2	1

In this example no influence of crossover-plants is supposed; it may give however a rather good scheme of the segregations, found in this paper.

LITERATURE CITED:

- CASTLE, W. E., 1921a. — On a method of estimating the number of genetic factors concerned in cases of blending inheritance (Science. N. S. LIV. 1921, p. 92—96).
- CASTLE, W. E., 1921b. — An improved method of estimating the number of genetic factors concerned in cases of blending inheritance (Science. N. S. LIV. 1921, p. 223).
- EAST, E. M., 1916. — Studies on size inheritance in *Nicotiana* (Genetics. I. 1916, p. 164—176).
- GATES, R. R., 1923. — A peculiar type of variability in plants (Journal of genetics, XIII, 1923, p. 13—45).
- GROTH, B. H. A., 1911. — The F_1 -Heredity of size, shape and number in tomato leaves. I. Seedlings. II. Mature plants (New Jersey Agric. Exper. Stat. Bull. 238, 239).
- JONES, D. F., 1917. — Dominance of linked factors as a mean of accounting for heterosis (Genetics. II. 1917, p. 466—479).
- JOHANNSEN, W., 1906. — Does hybridization increase fluctuating variability? (Report Third Conference Genetics, London. Roy. Hort. Soc. 1906. p. 98—113).
- SAX, K., 1922. — Simple device for weighing seeds (Botan. Gazette. LXXI, 1922, p. 399).
- SAX, K., 1923. — The association of size differences with seed-coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris* (Genetics. VIII. 1923, p. 552—560).
- SHULL, G. H., 1921. — Estimating the number of genetic factors concerned in blending inheritance (Amer. Natur. LV. 1921, p. 556—564).
- SIRKS, M. J., 1920. — De analyse van een spontane boonenhybride (Genetica. I, 1920, p. 97—114).
- TSCHERMAK, E., 1922. — Ueber die Vererbung des Samengewichtes bei Bastardierung verschiedener Rassen von *Phaseolus vulgaris* (Zschr. ind. Abst. Vererb. Lehre. XXVIII, 1922, p. 23—52).

TABLE I

MEAN — VALUES OF THE F_2 — PLANTSGeneral mean of the whole F_2 — generation.

$$M_{F_2} = 40.37. \quad \sigma_{F_2} = 4.85.$$

A. White-seeded F_1 -plants.Mean of these F_1 -plants = 38.25. $\sigma = 3.94$.

1918.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma:\sqrt{n}$	F_2 no.	Number of plants in F_2 .
75.57	38	31.68	0.74	565	33
75.59	61	32.07	0.43	567	54
75.04	19	33.29	0.91	512	15
75.37	41	33.35	0.48	545	34
75.51	22	33.55	0.71	559	15
75.20	43	34.61	0.52	528	37
75.47	16	35.75	0.81	555	15
75.05	24	35.89	0.73	513	20
75.45	22	35.93	0.68	553	19
75.33	25	37.24	0.67	541	21
75.46	29	38.46	0.61	554	28
75.39	30	39.54	0.64	547	27
75.32	29	39.67	0.65	540	28
75.50	31	39.69	0.59	558	29
75.03	24	40.03	0.71	511	22
75.49	15	41.24	0.92	557	12
75.48	33	41.41	0.70	556	31
75.28	20	41.96	0.76	536	19
75.36	39	42.21	0.62	544	37
75.44	37	46.23	0.69	552	34
75.18	28	48.39	0.63	526	27

B. Coloured-seeded F_1 -plants, heterozygous for the colourfactor.Mean of these F_1 -plants = 40.39. $\sigma = 4.53$.

1918.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma:\sqrt{n}$	F_2 no.	Number of plants in F_2 .
75.56	61	31.76	0.45	564	59
75.41	26	32.88	0.71	549	23
75.17	23	33.02	0.68	525c	19
75.34	24	35.10	0.74	542	21
75.40	36	36.98	0.65	548	35
75.22	53	37.29	0.52	530	50
75.16	26	37.97	0.83	524	25
75.38	62	38.34	0.48	546c	61

B (Cont).

1918.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma:\sqrt{n}$	F_2 no.	Number of plants in F_2 .
75.31	65	38.83	0.49	539	63
75.07	52	38.93	0.56	515	52
75.02	17	39.94	1.03	510	15
75.23	24	39.99	0.69	531	19
75.01	21	40.28	0.77	509c	17
75.09	19	40.76	0.92	517c	15
75.26	31	41.59	0.61	534	28
75.25	26	41.73	0.75	533c	24
75.11	24	43.15	0.78	519	23
75.24	39	43.15	0.61	532b	36
75.58	29	44.59	0.82	566b	27
75.19	49	45.75	0.54	527c	45
75.21	15	46.48	0.99	529	13
75.27	38	46.50	0.59	535	37
75.08	30	46.69	0.74	516	29
75.43	38	47.78	0.62	551	36

C. Coloured-seeded F_1 -plants, homozygous for the colourfactor.Mean of these F_1 -plants = 43.76. $\sigma = 4.90$.

1918.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma:\sqrt{n}$	F_2 no.	Number of plants in F_2 .
75.30	33	38.17	0.62	538	29
75.29	35	38.19	0.54	537	39
75.12	20	38.25	0.81	520	19
75.55	19	38.39	0.92	563	18
75.15	62	39.94	0.44	523	59
75.42	34	43.31	0.65	550	31
75.14	39	43.38	0.51	522	36
75.10	31	43.84	0.67	518	31
75.06	23	46.56	0.75	514	20
75.52	31	46.73	0.64	560	30
75.35	26	48.43	0.71	543	24
75.54	71	50.57	0.36	562	69
75.13	18	53.16	0.98	521	17

TABLE II

MEAN-VALUES OF THE F_3 -PLANTSA. F_3 -families, containing whiteseeded plants only.

1919. 511.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1919. 513.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
16	42	30.63	0.45	1	18	47	24.75	0.46	1
4	63	33.48	0.38	2	8	85	30.55	0.52	2
14	102	36.35	0.29	3	9	82	31.34	0.65	
6	73	36.62	0.35		19	39	31.63	0.92	
22	65	36.94	0.40		2	187	32.49	0.37	3
21	76	37.32	0.32		6	114	33.65	0.39	
8	83	37.83	0.34		20	95	34.13	0.40	4
2	171	38.59	0.26	4	5	98	34.19	0.52	
3	138	38.63	0.28		7	114	35.57	0.41	
9	107	39.35	0.29		12	27	35.80	0.93	
15	120	39.51	0.30		13	84	35.91	0.42	5
5	88	41.11	0.34	5	3	95	35.99	0.41	
20	74	41.11	0.39		17	87	37.11	0.52	
10	61	41.13	0.40		15	142	37.62	0.33	6
7	46	42.54	0.49		1	101	37.94	0.39	
11	93	42.57	0.38		14	82	38.87	0.47	
17	65	43.26	0.39	6	4	88	39.02	0.31	7
1	160	43.32	0.29		10	59	41.55	0.39	8
13	41	45.82	0.43	7	16	66	42.31	0.57	
18	17	45.85	0.65		11	149	42.98	0.26	9
12	76	46.64	0.32						
19	86	46.66	0.34						

1919. 512.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1919. 526.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
3	40	24.91	0.53	1	17	48	26.82	0.43	1
9	97	26.38	0.49		25	17	34.01	0.71	2
14	112	26.93	0.36	2	1	41	35.42	0.52	
7	47	29.07	0.57	3	6	29	42.18	0.41	3
8	68	29.33	0.58		4	48	43.55	0.44	
10	85	31.53	0.50	4	2	62	44.10	0.33	4
4	106	31.82	0.39		14	49	44.81	0.48	
13	93	31.92	0.51		16	139	45.79	0.23	5
15	100	33.58	0.39	5	8	48	46.92	0.43	
2	56	35.41	0.44	6	5	38	48.34	0.49	6
1'	66	37.45	0.45	7	6	29	48.35	0.62	
11	108	37.52	0.47		11	67	48.74	0.38	
12	91	37.68	0.49		23	23	48.96	0.72	
6	16	39.89	0.66	8	22	29	49.76	0.70	
5	110	42.63	0.46	9	26	20	50.29	0.79	
					13	62	50.62	0.37	7
					19	55	50.94	0.43	

TABLE II A (CONT.)

1919. 526 (Cont)

1919. 526.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
9	67	51.43	0.78	8
12	67	51.96	0.34	
15	32	52.83	0.45	
27	66	52.96	0.42	
3	58	53.05	0.51	
21	39	53.62	0.56	9
24	16	56.95	0.71	
20	14	57.41	0.83	
18	28	57.97	0.64	10
10	86	59.33	0.31	

1919. 528.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
10	94	23.51	0.42	1
11	32	24.23	0.71	2
13	87	27.35	0.49	
9	87	27.56	0.47	
30	14	27.91	0.92	3
17	26	28.71	0.76	
4	81	29.18	0.35	
8	105	29.51	0.38	4
19	24	30.02	0.82	
18	30	30.09	0.74	
16	21	30.14	0.80	5
1	88	30.16	0.47	
36	48	31.45	0.59	
15	20	31.53	0.71	6
24	103	31.89	0.33	
20	37	31.92	0.65	
27	30	33.26	0.72	7
28	82	33.60	0.40	
29	50	34.05	0.52	
23	170	34.11	0.26	8
25	94	34.34	0.35	
32	76	34.86	0.49	
12	88	35.75	0.30	9
26	25	35.81	0.85	
37	29	36.01	0.91	
22	138	36.94	0.29	10
33	60	36.95	0.46	
21	120	37.06	0.28	
7	92	37.08	0.31	11
34	61	37.22	0.62	

1919. 528 (Cont).

1919. 528.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
14	34	37.88	0.72	8
35	67	38.21	0.49	
5	107	38.86	0.37	
6	99	39.42	0.47	
31	113	39.84	0.32	
2	80	42.61	0.51	9
3	75	42.76	0.54	

1919. 536.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
3	37	34.16	0.56	1
2	41	35.50	0.43	2
18	103	37.18	0.31	
12	97	37.32	0.34	
14	112	37.67	0.28	3
15	68	39.53	0.47	
1	35	41.06	0.52	
19	49	41.25	0.46	4
4	40	41.39	0.44	
6	50	41.44	0.45	
8	39	41.74	0.51	5
13	63	42.93	0.40	
10	87	43.01	0.32	
16	55	43.85	0.42	6
9	91	44.97	0.31	
11	38	45.83	0.53	
5	25	47.32	0.72	7
17	99	47.76	0.27	
7	67	49.33	0.43	

1919. 540.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
16	21	35.18	0.71	1
7	50	35.63	0.42	2
25	113	35.77	0.29	
2	30	35.91	0.55	
12	36	37.65	0.42	3
18	26	37.98	0.62	
19	55	38.01	0.46	
26	91	38.03	0.29	4
1	39	38.13	0.49	
24	59	39.25	0.38	
27	16	39.29	0.73	5
5	19	39.35	0.75	
15	43	39.48	0.41	
9	33	39.49	0.52	6

1919. 540 (Cont).

1919. 540.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
17	45	39.78	0.46	
20	47	40.07	0.48	
21	17	40.15	0.74	
14	29	40.48	0.68	
10	18	40.52	0.69	
8	69	40.59	0.37	
22	39	40.74	0.52	
6	70	41.12	0.32	
28	49	41.31	0.39	4
4	50	41.73	0.42	
11	68	42.06	0.38	
13	23	42.57	0.61	
3	66	44.77	0.45	5
23	16	48.33	0.51	6

1919. 541.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
18	83	31.92	0.39	1
7	101	32.06	0.37	
14	67	32.48	0.49	
20	92	32.59	0.48	
4	29	32.72	0.67	
9	83	34.35	0.43	2
21	95	34.43	0.38	
2	70	34.86	0.43	
15	112	35.98	0.36	
1	82	36.08	0.45	
11	87	36.45	0.49	3
8	28	36.93	0.73	
17	43	36.97	0.68	
6	58	37.08	0.57	
16	83	38.27	0.46	
12	79	38.53	0.48	4
10	48	38.82	0.62	
19	74	39.07	0.51	
3	34	40.80	0.88	
13	45	40.91	0.63	
5	59	40.95	0.62	5

1919. 544.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
19	41	28.88	0.46	1
21	83	31.40	0.35	2
20	20	31.43	0.78	
18	17	31.71	0.80	
8	31	33.20	0.47	3
31	22	35.30	0.51	4
13	52	35.59	0.41	
7	30	36.57	0.50	
37	14	37.05	0.83	
22	152	37.53	0.21	5
33	46	38.65	0.47	
36	60	40.48	0.39	6
28	61	40.82	0.34	
10	119	41.07	0.26	
26	59	41.15	0.39	
12	100	41.88	0.29	
15	84	41.59	0.32	
5	30	41.70	0.57	
17	50	42.53	0.44	7
23	77	43.40	0.34	
2	97	43.55	0.32	
3	106	43.73	0.27	
25	103	44.15	0.29	
35	54	45.05	0.47	8
9	154	45.18	0.21	
32	38	45.41	0.61	
11	90	46.15	0.40	
1	105	47.41	0.28	9
24	90	47.02	0.32	
27	44	48.27	0.46	
34	12	48.60	0.81	
16	44	50.15	0.47	10
14	56	50.71	0.42	
29	30	51.05	0.54	
30	17	51.10	0.78	
6	34	51.22	0.54	
4	83	51.32	0.34	

1919. 545.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
2	196	26.49	0.32	1
34	219	28.66	0.26	2
5	170	28.69	0.31	
11	148	30.33	0.39	

TABLE II A (CONT.)

1919. 545 (Cont.).

1919. 545.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
19	103	30.41	0.38	3
4	77	30.53	0.43	
3	78	31.29	0.65	
16	172	31.60	0.35	4
30	54	32.03	0.56	
13	136	32.17	0.33	
17	72	33.36	0.49	5
20	46	33.74	0.52	
8	154	33.76	0.41	
6	149	33.90	0.43	6
24	98	34.15	0.58	
10	98	34.47	0.53	
32	160	34.89	0.38	7
7	106	35.00	0.47	
1	127	35.11	0.34	
31	165	35.17	0.33	8
18	126	35.23	0.38	
14	102	35.40	0.43	
28	113	35.62	0.49	9
27	54	35.69	0.61	
23	87	35.74	0.52	
25	86	35.80	0.47	10
9	55	36.01	0.49	
29	108	36.55	0.32	
12	117	37.99	0.43	11
22	89	38.69	0.51	
15	63	39.06	0.47	
26	68	39.08	0.54	12
33	110	39.94	0.41	
21	101	40.57	0.37	

1919. 547.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
14	60	32.13	0.52	1
27	24	32.68	0.61	
9	15	33.30	0.72	
12	56	34.58	0.49	2
25	38	35.42	0.54	
7	52	35.45	0.52	
2	23	35.66	0.62	3
21	82	36.08	0.39	
24	23	36.72	0.51	
1	57	37.09	0.54	

1919. 547 (Cont.).

1919. 547.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
8	37	38.22	0.61	4
20	50	38.86	0.45	
17	38	29.31	0.57	
4	45	39.39	0.54	5
22	24	39.90	0.63	
10	36	40.19	0.57	
26	29	40.44	0.62	6
6	34	41.34	0.61	
23	17	41.48	0.69	
15	45	42.19	0.43	7
19	41	42.49	0.51	
5	47	42.92	0.48	
11	61	42.96	0.40	8
18	33	43.54	0.39	
3	39	43.63	0.43	
16	44	45.45	0.50	
13	33	48.04	0.57	

1919. 552.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
4	28	32.60	0.66	1
18	46	33.31	0.49	
27	95	33.94	0.31	
15	53	34.99	0.37	2
33	83	35.71	0.36	
2	22	37.78	0.57	
11	107	37.85	0.24	3
6	43	39.01	0.48	
19	68	39.42	0.39	
14	75	39.83	0.34	4
10	38	40.51	0.53	
23	49	40.93	0.51	
20	111	41.07	0.26	5
5	95	41.12	0.31	
12	27	41.28	0.62	
28	83	41.73	0.33	6
13	75	41.82	0.41	
24	39	42.96	0.53	
7	89	43.08	0.37	7
30	95	43.55	0.31	
17	67	43.97	0.41	
16	76	44.86	0.41	
34	55	45.54	0.47	

TABLE II A (CONT.)

1919. 552 (Cont).

1919. 552.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
31	68	47.51	0.42	8
25	73	47.85	0.38	
29	29	49.03	0.69	
9	91	49.72	0.21	9
26	43	51.15	0.48	10
21	51	52.09	0.43	
32	39	53.41	0.53	
22	64	55.88	0.39	11
3	52	56.85	0.47	12
1	68	57.68	0.40	
8	91	57.81	0.28	

1919. 553.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
4	176	25.39	0.29	1
11	93	27.19	0.34	2
18	128	29.81	0.27	3
13	71	31.43	0.44	4
6	49	33.61	0.57	5
7	188	34.00	0.31	6
8	62	35.36	0.52	
12	95	35.84	0.46	
10	113	36.95	0.35	7
3	104	37.41	0.39	
16	99	37.72	0.43	
9	73	37.79	0.49	8
14	42	39.12	0.63	
1	48	39.46	0.61	
15	68	39.67	0.46	9
5	103	39.98	0.40	
2	101	41.55	0.38	
17	81	41.68	0.46	9
19	65	41.71	0.49	

1919. 554.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
23	98	32.73	0.46	1
1	125	32.99	0.35	
18	110	33.41	0.38	

1919. 554 (Cont).

1919. 554.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
2	74	33.77	0.53	2
21	45	35.19	0.52	
14	83	35.53	0.41	
7	128	35.84	0.34	3
10	93	36.01	0.37	
3	92	37.13	0.38	
9	107	37.47	0.33	4
4	92	37.49	0.40	
20	67	37.93	0.48	
28	59	38.14	0.52	4
13	84	39.18	0.50	
8	77	39.51	0.63	
16	101	39.65	0.39	5
15	45	39.94	0.42	
11	58	39.99	0.43	
24	49	40.98	0.53	6
6	69	41.46	0.52	
26	63	41.52	0.47	
22	79	43.01	0.41	7
25	94	43.49	0.42	
27	87	44.04	0.42	
12	29	45.68	0.59	8
19	58	45.87	0.51	
5	55	46.92	0.46	
17	51	47.83	0.43	

1919. 555.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
13	91	29.98	0.51	1
9	125	30.41	0.42	2
4	48	30.94	0.72	
7	112	32.35	0.43	
3	103	34.42	0.32	3
11	48	34.47	0.69	4
12	76	34.54	0.58	
8	85	34.59	0.52	
10	29	34.81	0.95	5
5	168	36.12	0.41	
2	70	36.59	0.49	
6	91	37.92	0.59	5
1	83	38.34	0.55	
14	97	38.41	0.65	
15	106	38.49	0.42	

TABLE II A (CONT.)

143

1919. 556.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1919. 558.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
28	57	29.98	0.35	1	3	46	34.25	0.49	1
30	62	31.58	0.33	2	2	87	34.28	0.41	
14	67	33.95	0.31	3	14	111	35.79	0.31	
12	36	36.45	0.63	4	26	81	35.83	0.43	
2	42	37.19	0.49		15	108	36.17	0.27	2
18	58	37.24	0.41		4	98	36.32	0.39	
13	68	38.95	0.49	5	20	129	36.74	0.26	
3	102	39.51	0.31		29	43	36.89	0.45	
22	58	39.79	0.41		13	91	36.91	0.32	
27	24	40.18	0.63		9	68	38.12	0.41	
20	16	40.63	0.72		25	82	38.25	0.35	3
24	62	40.78	0.39		18	141	38.67	0.29	
29	129	40.99	0.29	6	24	73	38.81	0.40	
10	27	41.19	0.58		6	92	39.13	0.33	
15	62	41.28	0.32		1	158	39.85	0.22	
26	39	42.88	0.49		22	68	39.89	0.43	
19	45	43.41	0.51	7	16	74	39.98	0.35	
11	45	43.64	0.46		11	29	40.84	0.44	4
23	22	43.99	0.61		27	38	40.89	0.59	
4	47	44.02	0.42		19	103	40.91	0.30	
7	32	44.40	0.53		7	83	40.97	0.38	
16	77	44.57	0.30		28	67	41.03	0.39	
6	109	45.30	0.27	8	8	57	41.66	0.42	
8	32	46.38	0.59		10	41	42.64	0.42	5
9	54	47.83	0.41	9	17	93	44.29	0.35	
25	34	49.71	0.43	10	12	75	44.51	0.39	6
17	43	50.95	0.48		23	38	46.89	0.51	7
21	132	51.43	0.27	11	21	62	49.01	0.44	8
1	27	53.63	0.62	12	5	23	51.04	0.55	9
31	29	56.60	0.64	13					

1919. 557.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1919. 559.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
4	52	33.73	0.41	1	15	27	23.68	0.69	1
2	19	35.75	0.51	2	8	59	28.68	0.33	2
9	44	38.08	0.49	3	4	35	28.70	0.67	
12	31	39.43	0.43		13	24	30.85	0.63	3
11	15	39.58	0.71		5	109	31.04	0.31	
10	68	39.88	0.33	4	3	84	31.35	0.46	
1	40	40.95	0.45		2	86	33.40	0.47	4
7	32	41.15	0.61		9	114	33.96	0.39	
6	82	42.52	0.39	5	1	89	34.39	0.53	
5	26	45.67	0.61	6	6	43	35.11	0.57	
8	63	48.25	0.41	7	10	146	35.32	0.42	5
3	32	51.30	0.59	8	14	62	36.02	0.51	

1919. 559 (Cont).

1919. 559.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
12	54	37.69	0.52	6
7	80	41.22	0.35	7
11	85	42.66	0.31	8

1919. 565.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
29	27	18.94	0.74	1
27	206	22.19	0.27	2
17	83	25.48	0.53	3
5	154	26.04	0.38	
21	168	26.13	0.33	
18	121	26.63	0.41	
10	134	27.88	0.28	4
2	31	28.13	0.61	
1	127	28.23	0.29	
12	74	28.28	0.41	
7	79	28.94	0.34	
20	66	29.15	0.33	
19	186	29.98	0.31	5
13	103	29.99	0.51	
4	70	30.54	0.44	
11	56	30.63	0.58	
3	170	30.95	0.32	
9	58	31.68	0.46	6
22	59	31.72	0.52	
23	205	32.45	0.28	
14	193	32.52	0.33	
16	91	32.54	0.51	
15	63	32.74	0.53	
33	32	33.92	0.51	7
32	102	36.12	0.37	8
30	72	36.69	0.45	
26	68	37.93	0.41	9
31	110	38.31	0.29	
24	80	39.63	0.37	10
6	75	39.87	0.41	
8	66	41.43	0.35	11
28	67	43.11	0.36	12
25	19	47.08	0.71	13

1919. 567.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
12	40	23.18	0.49	1
19	129	25.13	0.39	2
18	51	25.28	0.53	
14	113	26.85	0.41	
27	58	26.88	0.55	
6	112	27.29	0.42	3
13	73	28.96	0.48	
2	124	28.99	0.38	
35	124	29.03	0.40	
33	194	29.19	0.39	
38	157	29.29	0.42	4
29	253	29.42	0.28	
20	176	29.59	0.40	
42	127	29.69	0.42	
44	130	29.76	0.40	
10	162	30.94	0.37	
25	155	31.16	0.39	
26	111	31.26	0.45	5
16	83	31.43	0.53	
37	103	31.63	0.49	
9	90	31.80	0.50	
40	194	32.94	0.46	
36	94	33.13	0.53	
32	152	33.24	0.39	6
17	80	33.25	0.54	
28	58	33.26	0.57	
1	98	33.39	0.51	
15	151	33.43	0.48	
7	105	33.46	0.48	
31	179	33.47	0.42	
8	91	33.54	0.50	
30	149	34.88	0.43	
21	195	34.94	0.41	
24	60	35.19	0.50	7
11	146	35.40	0.42	
23	88	35.70	0.49	
5	153	35.84	0.41	
3	175	35.97	0.38	
43	134	36.59	0.40	
39	130	36.87	0.39	
4	112	37.39	0.41	8
11	89	39.53	0.53	9
22	190	39.69	0.39	
24	76	40.16	0.49	

TABLE II

MEAN-VALUES OF THE F_2 -PLANTSB. F_2 -families, containing coloured and white-seeded plants.

1919. 509.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1919. 515.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
1	113	30.13	0.29	1	3	61	28.91w	0.38	1
12	90	32.72	0.33	2	50	43	28.95w	0.51	
8	48	36.64	0.51	3	21	90	29.14w	0.32	
14	58	36.74w	0.49		42	87	31.68w	0.31	2
2	83	37.44	0.42		9	21	32.32	0.79	
5	118	37.57w	0.31		45	65	32.49w	0.41	
13	40	39.30	0.52	4	11	59	33.51w	0.46	
9	41	40.43	0.55		17	103	33.63w	0.29	3
15	43	40.76w	0.56		28	82	34.98w	0.38	
3	75	41.25	0.34	5	2	114	35.72w	0.30	4
6	97	41.60	0.32		24	22	37.68	0.82	5
11	51	41.81w	0.52		35	93	37.83w	0.36	
17	21	41.90	0.71		4	76	37.95	0.38	
7	43	44.81	0.52	6	40	108	37.96	0.32	
10	48	46.68	0.47	7	7	68	38.13	0.41	
16	38	46.91	0.54		41	39	38.51w	0.68	
4	37	47.92	0.58		31	72	39.54w	0.40	6
					6	114	39.61	0.34	
					18	63	39.78w	0.42	
					12	59	39.92	0.45	
					25	168	41.06	0.29	
					46	82	41.15	0.41	7
					1	125	42.51w	0.27	
					34	59	43.12	0.52	8
					44	80	43.24	0.37	
					39	93	43.28	0.35	
					19	25	43.51	0.64	
					2	34	43.68	0.59	
					30	45	43.72	0.50	
					16	107	43.98	0.28	
					15	26	43.99	0.73	
					32	83	44.07	0.39	
					27	76	44.13	0.40	
					5	75	44.33	0.39	
					23	109	44.36	0.30	
					8	127	44.43	0.26	
					37	68	44.65	0.50	
					22	72	44.76	0.48	
					43	91	44.79	0.37	
					33	35	44.83	0.58	
					26	89	45.12	0.31	9
					49	67	45.23	0.49	
					29	44	45.29	0.52	
					10	12	45.43	0.81	
					48	29	45.51	0.72	
					36	61	45.62w	0.42	

1919. 510.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
1	61	27.35w	0.38	1
11	42	31.71w	0.49	2
3	95	35.36w	0.33	3
9	67	37.65	0.39	4
13	53	38.71	0.43	
15	108	39.76	0.29	5
6	96	39.86	0.33	
7	141	41.22	0.24	
10	123	41.38	0.27	6
14	79	42.93	0.38	
12	77	42.97	0.36	
8	63	42.97	0.42	
2	27	43.99	0.61	7
5	41	45.92	0.51	8
4	65	47.33w	0.42	9

TABLE II B (CONT.)

1919. 515 (Cont).

1919. 515.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
14	96	45.93	0.35	10
38	15	46.14	0.90	
13	24	46.39	0.75	
20	48	46.95	0.57	
49	35	47.19w	0.51	
51	33	47.41	0.54	

1919. 516.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
2	52	31.21w	0.42	1
27	68	33.14w	0.40	2
17	49	34.97w	0.51	3
22	60	35.41w	0.43	
1	78	37.98w	0.37	4
25	23	39.01	0.71	5
15	69	39.15w	0.40	
26	43	39.29w	0.53	
19	55	40.93	0.43	
18	58	41.12w	0.48	
3	199	42.84	0.20	
10	126	42.88	0.24	6
24	112	43.15	0.26	7
13	38	34.48	0.71	
8	75	45.28	0.38	
9	86	46.13	0.34	
20	91	47.49	0.31	8
12	150	48.53	0.29	9
7	71	49.04	0.39	
28	73	49.25	0.39	
23	93	51.37	0.31	10
4	80	52.81	0.40	11
14	67	53.07	0.42	
21	41	53.18	0.48	
11	74	53.39	0.35	12
16	13	53.61	0.90	
5	71	54.42	0.36	
29	27	55.29	0.63	
6	54	55.73	0.41	

1919. 517.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
15	129	39.13	0.23	1
7	47	39.57	0.53	
8	109	39.63	0.28	
4	61	39.77	0.39	
9	73	39.91	0.35	2
14	86	40.13	0.34	
13	43	40.19	0.58	
2	75	40.24w	0.37	
3	114	40.55	0.30	
6	59	40.96w	0.40	
12	96	41.15	0.31	3
5	38	41.58w	0.55	
10	81	41.76	0.33	
1	125	41.23w	0.27	
11	123	42.50w	0.26	

1919. 519.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group
3	49	31.38	0.51	1
22	61	33.33w	0.38	2
14	43	33.43	0.58	3
17	52	35.49w	0.42	
9	36	36.31	0.62	4
5	40	37.45w	0.51	
16	93	37.68w	0.34	5
2	78	39.90w	0.36	
4	45	40.96w	0.52	6
13	49	41.23	0.49	
8	55	41.75	0.43	
15	46	42.98	0.50	7
10	37	43.10	0.54	
19	58	43.41	0.41	8
23	49	43.76	0.52	
12	75	45.24	0.32	9
18	39	45.54	0.61	
11	58	47.24	0.43	10
7	73	49.02	0.32	
21	82	49.59	0.33	11
6	48	51.63	0.56	
20	73	53.14	0.38	12
1	32	55.73w	0.61	13

TABLE II B (CONT.)

1919. 524.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
24	81	33.45w	0.36	1
13	107	33.58w	0.28	
1	40	33.78w	0.47	
9	165	34.15w	0.21	
14	183	34.54w	0.23	
16	79	35.31	0.39	2
8	48	35.46	0.51	
3	26	35.65w	0.73	
4	50	35.73	0.47	
18	38	35.81	0.55	
12	90	36.06	0.40	
7	30	36.21	0.61	
6	44	36.34w	0.51	
21	138	37.15	0.25	3
25	65	37.85	0.42	
11	26	39.18	0.61	4
22	43	39.43	0.51	
19	51	39.76	0.44	
23	79	40.94	0.39	
5	235	41.07w	0.20	5
10	86	41.25	0.40	
20	103	43.69	0.27	6
17	95	45.81	0.29	7
2	37	47.93	0.54	8
15	75	48.64w	0.42	

1919. 525.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
19	72	25.19w	0.38	1
7	130	25.42	0.29	
12	48	25.64	0.53	
18	51	27.43w	0.43	2
14	69	27.50	0.48	
9	63	31.10	0.52	3
13	34	31.44	0.64	
5	183	31.47	0.29	
17	68	31.51	0.39	
2	120	32.02	0.28	
8	67	32.71	0.43	
6	202	32.99	0.21	
1	166	34.97w	0.28	4
3	107	35.39	0.29	
4	62	37.20w	0.51	5

1919. 525 (Cont).

1919. 525.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
11	29	37.25	0.72	
16	28	37.91	0.69	
10	75	38.14	0.31	
15	142	38.90	0.21	6

1919. 527.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
6	62	29.59	0.37	1
21	49	31.45	0.51	2
42	15	31.63	0.90	
32	113	33.17w	0.25	
4	37	33.22w	0.69	3
37	65	35.97	0.36	4
18	83	37.48	0.31	5
24	54	42.17w	0.47	6
14	13	43.29	0.95	
2	122	43.41	0.20	
30	79	43.75	0.34	
39	63	44.28w	0.40	7
10	55	44.29	0.46	
20	41	45.01w	0.52	
23	43	45.19	0.55	
5	78	45.25	0.36	
33	68	45.34	0.41	
27	93	47.09	0.30	8
1	124	47.63w	0.29	
38	18	47.81w	0.90	
29	26	47.92	0.69	
43	31	48.04	0.66	
9	18	48.63	0.85	
7	51	48.69	0.46	
36	42	49.21	0.53	9
25	73	49.33	0.38	
31	37	49.49	0.68	
3	51	49.50w	0.43	
26	26	49.77	0.78	
8	19	50.54	0.83	
19	37	50.59	0.54	
40	29	50.90w	0.76	
12	80	51.01	0.31	10
22	43	51.48	0.51	
35	45	51.53	0.50	
16	68	53.29	0.40	11
45	54	53.82w	0.41	

TABLE II B (CONT.)

1919. 527 (Cont).

1919. 527.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
11	37	54.08	0.58	12
13	15	54.13w	0.89	
44	73	55.07	0.31	
17	19	55.23	0.86	
28	29	55.68w	0.72	
41	32	55.81	0.57	13
34	33	55.98	0.54	
15	66	57.14w	0.37	

1919. 529.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
3	53	35.24w	0.46	1
1	35	37.38w	0.51	2
6	25	37.91w	0.68	3
9	40	43.69	0.50	
11	80	44.89	0.35	
10	71	45.32	0.39	4
2	46	46.49	0.50	5
7	36	47.57	0.63	
8	30	47.75	0.66	
13	36	51.37	0.64	7
12	14	52.65	0.88	
5	53	54.38	0.47	
4	46	59.28	0.52	

1919. 530.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
13	46	22.83	0.43	1
47	67	25.02w	0.34	2
32	18	25.35w	0.71	3
48	100	25.98w	0.20	
26	32	28.05w	0.47	
17	91	28.15	0.31	
49	70	28.34	0.36	
15	15	28.71w	0.81	4
10	14	29.16	0.53	
42	138	29.21w	0.19	
7	58	29.69	0.42	
5	46	29.97w	0.41	

1919. 530 (Cont).

1919. 530.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
41	137	30.36	0.21	5
16	178	32.15w	0.23	
8	209	32.29w	0.18	
14	31	32.35	0.52	
11	71	33.48	0.41	6
9	82	33.80	0.35	
50	102	34.17	0.25	
37	114	34.36w	0.23	
21	58	34.48w	0.42	7
23	35	35.47	0.52	
1	86	35.76	0.34	
12	130	35.98	0.25	
35	15	36.85	0.62	8
45	38	37.44	0.47	
24	120	37.48	0.24	
29	23	38.23	0.60	
33	48	38.36w	0.42	9
30	14	38.71	0.79	
25	36	38.80	0.53	
44	69	39.35	0.41	
43	92	39.52	0.29	10
2	220	40.09w	0.18	
46	79	40.53	0.34	
20	72	42.39	0.38	
4	68	42.40	0.41	11
38	31	43.87	0.54	
28	37	44.03	0.53	
34	53	44.73	0.42	
36	55	44.80	0.47	12
27	40	45.20w	0.39	
18	42	46.96	0.43	
39	58	47.09	0.50	
3	23	47.13	0.68	13
19	20	47.28	0.65	
22	27	50.81	0.65	
40	48	51.25	0.39	
6	27	51.68	0.61	14
31	49	53.33	0.40	

1919. 531.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
1	72	31.13w	0.38	1
19	89	33.41	0.33	2
13	38	33.43w	0.62	

TABLE II B (CONT.)

1919. 531 (Cont.).

1919. 531.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
8	107	33.60	0.31	3
9	46	33.79 _w	0.54	
14	63	34.06	0.45	
12	92	35.58	0.32	
7	72	36.85	0.43	
6	99	36.89 _w	0.39	4
10	125	37.04	0.31	
16	36	37.29	0.58	
17	88	37.63	0.41	
11	93	39.48	0.37	
15	117	39.67	0.29	5
3	72	42.52	0.43	6
5	59	43.01	0.54	7
2	98	45.36	0.36	
18	72	47.42	0.45	
4	86	50.56	0.41	9

1919. 532 (Cont.).

1919. 532.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
9	46	46.95	0.50	10
32	27	47.03	0.73	
18	103	47.35	0.27	
1	88	47.51 _w	0.34	
10	20	47.79 _w	0.76	
35	98	47.81 _w	0.31	
29	59	47.92 _w	0.47	
33	63	47.96	0.41	11
11	13	48.12	0.92	
30	42	48.24 _w	0.54	
15	80	48.99	0.37	
6	79	49.03	0.36	

1919. 532.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
8	78	24.82	0.35	1
23	42	27.46	0.52	2
31	69	29.53	0.41	3
14	38	33.31	0.58	4
22	71	35.61	0.43	5
26	65	35.98	0.48	6
20	49	36.03	0.53	
3	79	38.92	0.33	
19	12	39.14	0.88	
25	42	39.62	0.57	
2	65	41.64	0.38	7
7	11	41.86	0.94	
27	29	41.98	0.71	
12	39	42.19	0.60	8
4	71	42.21	0.36	
24	86	43.25	0.31	
5	19	43.76	0.80	
28	83	43.99	0.35	
13	92	44.68	0.29	9
34	21	45.15 _w	0.72	
36	75	45.28 _w	0.34	
17	19	45.42	0.84	
16	73	46.19	0.27	
21	38	46.43 _w	0.51	

1919. 533.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
15	33	33.15	0.51	1
3	40	33.37	0.50	2
22	65	35.18	0.39	
14	103	36.04	0.29	3
6	78	37.34	0.36	
8	23	38.46 _w	0.75	4
5	82	39.68 _w	0.31	
17	28	39.81	0.72	5
12	69	40.63	0.42	
24	41	41.35	0.50	
11	75	42.11 _w	0.31	6
13	19	42.29 _w	0.92	
7	40	42.31 _w	0.57	
2	27	42.86 _w	0.73	7
16	112	43.48	0.25	
21	25	43.93	0.78	
10	74	45.20	0.38	8
19	17	45.27	0.88	
18	38	45.28	0.54	
9	47	45.32	0.51	
23	42	45.48	0.52	
20	29	45.53	0.80	
4	20	45.65	0.86	
1	65	47.26	0.42	

TABLE II B (CONT.)

1919. 535 (Cont.).

1919. 534.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1919. 535.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
1	136	31.19w	0.21	1	2	50	44.01	0.46	
26	41	33.34w	0.51	2	23	29	44.29w	0.71	
16	72	34.04w	0.41		10	19	44.60w	0.81	
21	68	35.58w	0.43	3	26	73	45.39	0.38	4
12	23	37.33	0.71		29	46	45.51	0.52	
7	60	37.46w	0.44	4	24	59	45.53	0.46	
9	45	38.02	0.52		13	45	46.29w	0.53	
15	38	38.13w	0.59		21	73	46.91	0.39	
20	37	38.41w	0.55		32	81	47.23	0.34	5
28	65	39.16	0.41		30	24	47.53	0.71	
11	53	39.52	0.46	5	36	35	47.71	0.58	
5	45	41.91	0.52	6	17	18	48.03	0.82	
2	20	41.93	0.79		37	64	49.82	0.41	6
25	109	42.06	0.23		16	81	50.30	0.34	
4	70	42.70	0.35		22	69	51.46	0.40	7
17	12	43.08	0.92		11	33	52.83	0.58	
3	62	43.10	0.39		35	107	53.31	0.28	8
24	24	43.56	0.77		9	19	53.32	0.81	
13	88	43.73	0.31	7	33	25	53.69	0.69	
19	16	44.12	0.89		41	41	53.98	0.56	
23	25	45.39	0.82		25	63	55.24	0.42	9
22	71	45.41	0.36	8	12	75	55.70	0.38	
8	39	46.75	0.59		14	32	56.58	0.37	
18	25	47.15	0.69		15	49	57.50	0.50	10
27	43	47.63	0.51	9					
10	72	47.95	0.38						
14	82	48.92	0.36						
6	56	49.49	0.42	10					

1919. 535.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1919. 539.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
3	65	38.14w	0.39	1	2	65	27.83w	0.41	1
1	12	38.35w	0.90		54	128	27.91w	0.29	
28	41	39.17	0.51		46	91	28.94w	0.32	
8	26	39.35	0.68		25	103	29.08w	0.29	
27	39	40.79	0.52	2	30	198	29.41w	0.24	2
7	77	41.30	0.36		9	71	32.35w	0.38	3
4	25	41.79	0.73		4	39	32.50w	0.62	
5	105	41.81w	0.26		60	41	33.12	0.63	
34	87	41.95w	0.34		23	16	33.57w	0.83	
6	42	42.01w	0.50		44	45	33.69w	0.55	
31	91	43.35w	0.30	3	12	55	35.49w	0.47	4
19	47	43.64	0.52		27	108	35.58	0.30	
20	76	43.81	0.38		19	20	35.69	0.73	
					41	75	35.83w	0.42	
					24	93	36.98w	0.35	
					8	60	37.08w	0.51	

TABLE II B (CONT.)

1919. 539 (Cont.)

1919. 539.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
3	181	37.11	0.27	5
1	123	37.29	0.29	
6	52	37.39	0.42	
47	36	37.51w	0.68	
35	99	37.63w	0.34	
63	42	37.78	0.53	6
17	45	38.63	0.55	
59	23	38.75	0.71	
18	17	38.83	0.83	
50	29	38.96	0.68	
33	112	39.62	0.29	
43	43	39.67	0.52	
11	33	39.89	0.59	
37	26	39.94	0.65	
51	72	40.06	0.38	
13	23	40.45	0.70	7
56	18	40.92	0.79	
26	71	40.95	0.34	
16	35	41.04	0.59	
42	19	41.12	0.76	
34	51	41.29	0.49	8
7	79	41.31	0.36	
36	73	41.41	0.41	
49	44	41.98	0.58	
55	53	42.03	0.52	
20	38	42.57	0.64	9
62	20	42.89	0.76	
38	93	43.21	0.30	
61	41	43.68	0.51	
5	17	43.75	0.88	
32	56	43.97	0.51	9
58	23	44.15	0.72	
40	48	45.02	0.56	
14	92	45.04	0.34	
31	85	45.22	0.36	
45	12	45.28	0.90	9
22	27	45.53	0.75	
52	61	45.71	0.42	
28	72	45.76	0.40	
29	83	45.83	0.38	
39	12	45.85	0.88	9
57	24	45.92	0.79	
48	41	45.99	0.59	
15	37	46.13	0.60	
53	69	46.28	0.41	
10	50	46.33	0.48	9
21	72	46.35	0.36	

1919. 542.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
18	92	24.31w	0.34	1
4	23	26.45w	0.61	2
19	71	27.29w	0.53	3
8	20	27.53	0.74	
3	129	28.57	0.31	
6	93	29.83	0.37	4
12	168	29.91	0.23	
5	24	31.22	0.68	5
14	142	31.48	0.28	
21	55	31.76	0.43	6
17	79	33.92	0.41	
20	26	33.97	0.71	7
13	97	35.61	0.32	
10	60	37.57	0.44	8
2	87	37.89	0.35	9
15	57	37.89	0.53	
1	132	39.76	0.29	10
7	86	40.93w	0.45	
16	43	41.53	0.51	11
9	179	43.70	0.26	
11	55	43.91	0.49	

1919. 546.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
29	98	27.15w	0.38	1
19	25	28.72	0.62	2
16	13	28.92	0.81	
47	28	28.93	0.64	
33	202	29.08	0.24	3
61	79	29.95	0.43	
26	150	30.11w	0.27	3
31	116	32.11	0.29	
58	61	32.40	0.48	4
28	98	32.40	0.32	
45	73	32.41	0.36	4
17	98	32.44	0.30	
53	50	34.70	0.53	4
56	29	34.82	0.62	
21	123	34.84	0.21	4
11	108	35.78	0.24	
46	72	35.97	0.35	4
35	90	35.98	0.30	
60	39	36.01	0.62	

TABLE II B (CONT.)

1919. 546 (Cont.).

1919. 546.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
18	62	36.36w	0.41	5
23	109	36.56	0.28	
55	27	36.56w	0.62	
57	41	36.58	0.60	
30	144	36.64	0.20	
42	71	37.32	0.34	6
38	105	37.42	0.26	
3	150	37.74w	0.25	
4	86	37.79	0.35	
51	58	37.81w	0.41	
32	125	38.05	0.29	
36	135	38.08	0.23	
37	87	38.63w	0.33	
2	66	38.69	0.42	
25	65	39.06w	0.42	
9	83	39.16	0.37	7
12	95	39.26	0.30	
22	98	39.49	0.32	
59	75	39.50	0.40	
39	60	39.50w	0.41	
7	101	39.63	0.28	
52	24	39.98	0.62	
15	78	40.09w	0.36	
50	38	40.11	0.59	
48	111	40.32	0.27	
24	98	40.73	0.34	8
27	72	40.98	0.41	
54	15	41.10w	0.83	
41	40	41.77	0.51	
5	37	41.82	0.54	
49	32	42.30w	0.57	9
14	71	42.34w	0.42	
40	90	42.52	0.41	
13	36	42.88	0.62	
44	34	44.48	0.63	
10	53	45.10	0.49	10
43	50	45.39	0.48	
1	89	45.53	0.33	
6	62	45.94w	0.48	
34	35	46.16	0.57	
20	123	46.18	0.27	10
8	31	50.96	0.59	

1919. 548.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
2	85	30.21w	0.47	1
1	158	32.49w	0.29	2
4	167	32.69w	0.25	3
6	105	32.82w	0.34	
30	222	32.89w	0.20	
9	142	32.94	0.29	
25	94	33.09w	0.37	
11	45	33.34	0.59	
29	189	33.46	0.27	
5	200	33.94	0.20	
17	137	34.40	0.32	
34	10	34.45	0.94	4
13	124	34.58	0.31	
27	215	34.67	0.24	
21	55	35.23	0.51	
19	60	35.69	0.47	
10	111	36.05w	0.32	
18	127	36.16	0.29	
15	86	36.24w	0.41	
23	134	36.36	0.35	
16	85	36.37	0.38	5
12	143	36.42	0.29	
32	94	36.93	0.34	
28	137	37.52	0.24	
24	110	37.54	0.27	
31	80	39.46	0.43	
26	146	40.13	0.25	
33	98	40.91	0.29	
22	37	41.25	0.59	
7	88	41.35	0.47	6
20	98	41.38	0.45	7
3	102	41.77	0.37	
8	149	46.14	0.28	7
35	28	47.51	0.72	8
14	71	47.75	0.42	

1919. 549.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
2	38	29.13w	0.41	1
17	69	29.48w	0.37	2
22	82	30.06w	0.33	
9	28	31.24	0.57	
3	50	31.43w	0.49	
14	172	32.12	0.22	

TABLE II B (CONT.)

1919. 549 (Cont).

1919. 549.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
18	75	33.88	0.41	
5	103	33.95	0.27	
12	88	34.83	0.34	
8	65	34.99	0.48	
21	87	35.17	0.42	4
4	94	35.26	0.37	
10	42	35.39	0.49	
19	26	35.83	0.62	
11	39	35.94	0.53	
6	54	36.07	0.41	
14	98	37.61	0.39	5
7	118	37.84	0.30	
20	72	37.91	0.41	
23	19	38.02	0.73	
15	23	38.19	0.68	
13	54	40.27	0.49	6
1	47	40.40	0.54	

1919. 551 (Cont).

1919. 551.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
20	38	49.50	0.58	
3	60	49.97	0.41	
23	67	50.39	0.37	
28	26	50.58	0.69	
2	66	51.22	0.43	9
22	49	51.47	0.50	
15	35	51.64	0.59	
7	65	51.89w	0.36	
12	54	52.39	0.40	
24	69	53.92	0.36	10
1	26	54.61	0.73	
6	25	60.30	0.71	11

1919. 551.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
5	88	35.03w	0.31	1
10	19	36.45	0.85	
36	34	37.29w	0.54	2
34	47	37.41w	0.50	
29	28	39.15	0.74	
11	60	39.20	0.35	3
19	96	39.59w	0.30	
32	41	39.68w	0.50	
30	77	41.45	0.32	4
14	40	41.78	0.49	
35	19	41.81w	0.89	
9	67	42.01w	0.41	
33	92	43.29	0.30	5
21	54	43.42	0.41	
31	67	43.96	0.35	
26	57	44.32	0.42	
18	36	45.34	0.58	6
27	45	46.71	0.51	
4	98	46.75	0.26	
13	55	47.02	0.41	
25	48	47.25	0.49	7
16	40	48.14	0.54	
17	48	48.38	0.50	
8	40	49.23	0.52	8

1919. 564.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
56	129	24.16w	0.24	1
40	155	24.95w	0.27	
17	157	25.10w	0.28	
28	165	25.30	0.22	2
39	233	25.59	0.21	
27	60	25.83w	0.43	
50	159	25.86	0.28	
49	188	26.35w	0.29	
9	110	26.71	0.30	3
20	108	26.88w	0.32	
42	80	27.10	0.38	
54	135	27.18	0.22	
10	99	27.51w	0.35	
59	69	27.60	0.42	
6	216	27.72w	0.20	
2	141	27.76w	0.24	
48	133	28.59w	0.31	4
12	62	28.94	0.41	
52	170	28.99	0.23	
14	90	29.13w	0.30	
15	175	29.17	0.22	
1	83	29.48	0.34	
19	130	29.56w	0.29	
4	141	29.58w	0.22	
29	122	29.70	0.24	
30	22	29.73	0.72	
44	137	29.78	0.30	
26	91	30.27	0.41	5
32	107	30.38w	0.25	

1919. 564 (Cont).

1919. 564.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
16	74	30.58	0.42	
23	82	30.59w	0.38	
43	52	31.06	0.61	
53	207	31.85	0.22	
13	97	32.22	0.44	6
22	110	32.59	0.27	
8	154	32.68	0.26	
46	54	32.83	0.49	
24	82	32.86	0.41	
33	91	33.12	0.38	
58	60	33.23	0.52	
18	49	33.50	0.53	
55	108	34.30	0.31	7
51	88	34.47	0.39	
37	106	34.51	0.30	
21	84	34.53	0.41	
35	141	34.58	0.29	
34	61	34.73	0.42	
41	41	35.31	0.53	
7	61	36.29	0.37	8
38	76	36.69	0.32	
31	85	37.50	0.35	
25	84	37.69	0.36	
57	44	37.92	0.61	
3	84	38.23	0.36	9
45	28	39.72	0.72	
36	101	39.81	0.29	10
5	70	40.09	0.40	
11	34	46.47	0.61	11
47	29	49.41	0.75	12

1919. 566.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
10	51	39.73	0.43	1
9	89	40.01	0.31	
25	73	40.96	0.36	
17	49	41.08	0.47	
24	43	41.19	0.50	
3	28	41.23	0.71	
2	111	41.32	0.29	
6	76	41.32	0.35	
23	55	41.66	0.40	2
4	90	41.73	0.30	
14	44	42.85	0.52	
19	68	43.14	0.40	
13	42	43.61	0.49	3
7	91	43.64w	0.31	
8	119	43.66w	0.27	
18	72	43.73	0.35	
21	85	43.96	0.29	
16	61	45.18	0.36	4
11	116	46.25w	0.24	
12	45	47.32	0.51	5
20	29	47.75	0.64	
26	33	49.83	0.55	6
1	62	52.01w	0.38	7
27	29	53.12	0.72	
15	65	53.31	0.41	
22	54	55.62	0.44	8
5	78	57.82w	0.37	9

TABLE II

MEAN-VALUES OF THE F_3 -PLANTSC. F_3 -families, containing coloured seeded plants only

					1919. 518 (Cont).				
1919. 514.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1919. 518.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
6	42	40.17	0.51	1	22	48	43.81	0.57	7
10	18	40.85	0.90		19	29	43.92	0.71	
2	34	40.86	0.59		17	39	44.24	0.60	
13	17	41.08	0.87		2	17	44.39	0.87	
15	19	41.18	0.92		6	25	44.72	0.86	
17	61	41.62	0.41	2	16	51	45.10	0.48	8
1	38	42.51	0.53		11	45	45.33	0.57	
11	17	43.68	0.89		13	68	45.88	0.43	
4	79	44.22	0.29	3	8	24	46.37	0.72	9
16	8	45.50	0.99	4	25	42	47.19	0.58	
8	62	46.20	0.34		28	73	47.38	0.41	
9	18	47.30	0.91	5	14	37	47.67	0.59	9
18	9	47.82	0.98		7	46	48.56	0.53	
14	50	48.41	0.42		1	60	51.56	0.42	
3	29	48.97	0.70	6	15	13	52.75	0.93	
5	43	52.27	0.49						
20	39	52.63	0.58						
19	14	53.67	0.95	7					
12	77	54.07	0.32						
7	60	58.31	0.40	8					

1919. 518.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1919. 520.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
18	48	31.65	0.53	1	2	21	26.50	0.75	1
30	69	33.88	0.41	2	13	41	27.24	0.52	2
31	48	35.18	0.52		17	83	29.51	0.31	
12	59	37.29	0.47		3	29	30.25	0.68	
3	27	38.93	0.76	3	5	27	30.65	0.72	3
23	18	39.18	0.92		10	42	31.15	0.55	
26	61	39.43	0.42		12	68	31.38	0.40	4
10	76	39.60	0.36	4	9	93	33.42	0.30	
5	36	41.01	0.58		19	33	33.67	0.57	
4	55	41.42	0.46	5	11	47	35.01	0.49	5
24	29	41.68	0.68		15	29	35.29	0.69	
21	37	41.93	0.56		6	26	38.10	0.70	6
9	44	42.61	0.51	6	1	48	40.81	0.51	
29	81	43.15	0.33		14	49	43.12	0.50	
20	73	43.22	0.37		18	61	45.39	0.41	7
27	77	43.23	0.39		4	52	46.40	0.44	
					7	31	47.42	0.57	8
					16	12	48.98	0.92	
					8	37	51.62	0.54	

1919. 522 (Cont).

1919. 521.	Number seeds.								
1	60	45.82					36	39	
3	28	47.54	0.71		20	104	40.25	0.30	
6	53	47.95	0.43	2	30	29	46.35	0.73	
11	41	49.23	0.57					56	
8	11	49.39	0.92		1	87	46.53	0.35	
13	129	49.81	0.29	3	10	40	46.53	0.54	
15	23	50.04	0.80		7	54	46.93	0.47	
10	16	51.27	0.94		15	55	47.28	0.43	8
14	43	51.39	0.51	4	11	19	47.81	0.89	
17	19	53.15	0.88		21	63	49.43	0.39	9
4	77	53.28	0.36	5	27	44	50.83	0.57	
9	81	55.80	0.32	6	5	35	54.57	0.63	10
12	25	56.09	0.78		19	60	58.01	0.40	11
16	64	57.43	0.42	7					
7	52	59.18	0.50	8					
2	47	60.79	0.51						
5	45	62.30	0.53	9					

1919. 522.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1919. 523.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
					22	40	32.96	0.53	1
					42	92	33.16	0.34	
					30	40	33.32	0.51	
29	46	31.93	0.54	1	47	63	35.06	0.41	2
28	33	32.84	0.59		28	52	35.21	0.50	
32	50	33.96	0.51	2	5	61	35.52	0.45	
8	43	37.48	0.56	3	15	34	35.65	0.57	
9	12	38.30	0.95		8	29	35.72	0.68	
16	74	38.66	0.38		16	31	36.34	0.65	
26	29	38.71	0.81		26	147	36.68	0.27	
25	65	38.91	0.41		28	75	37.19	0.39	3
34	28	38.91	0.73		44	29	37.21	0.78	
24	81	39.24	0.40	4	59	94	37.43	0.31	
14	61	40.05	0.49		2	62	37.46	0.48	
6	68	41.42	0.44	5	43	27	37.54	0.69	
36	19	41.80	0.88		32	52	37.66	0.46	
3	44	42.36	0.59		17	28	38.03	0.71	
31	51	42.40	0.53		34	41	38.07	0.54	
2	76	43.22	0.42	6	35	138	38.71	0.29	
35	70	43.32	0.47		7	49	38.76	0.52	
4	34	43.59	0.58		1	73	39.10	0.38	4
12	30	44.01	0.61		56	19	39.23	0.89	
13	29	44.14	0.67		51	88	39.24	0.34	
33	18	44.43	0.89		48	47	39.37	0.38	
20	95	44.52	0.30		58	29	39.44	0.68	
17	69	45.07	0.46	7	36	78	39.57	0.34	
					37	90	39.58	0.31	

1919. 523 (Cont.).

1919. 523.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
50	34			
25	39.67	0.36		
3	39.85	0.45		
12	40.04	0.41		
9	40.04	0.53		
21	40.49	0.47		
11	40.63	0.56		
31	41.09	0.34		5
23	41.14	0.44		
24	41.24	0.36		
49	41.33	0.57		
40	41.47	0.42		
54	41.48	0.83		
4	41.51	0.40		
45	41.62	0.69		
57	41.67	0.42		
10	41.75	0.93		
20	42.01	0.57		
18	42.61	0.75		
41	43.08	0.41		6
52	43.19	0.52		
31	43.30	0.57		
55	43.41	0.39		
39	43.46	0.40		
46	43.53	0.68		
53	43.72	0.33		
19	43.78	0.65		
29	44.39	0.54		
27	44.42	0.93		
14	44.62	0.51		
13	45.47	0.46		7
6	46.92	0.59		

1919. 537 (Cont.).

1919. 537.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
24	62	33.69	0.45	
34	11	33.85	0.96	
33	40	33.87	0.51	
3	78	34.31	0.38	3
22	34	34.66	0.60	
18	82	34.76	0.36	
12	27	35.68	0.72	
2	27	35.74	0.75	
29	30	36.07	0.71	
10	63	36.58	0.42	4
23	40	36.61	0.64	
11	53	36.73	0.51	
6	34	37.43	0.62	
7	20	37.73	0.75	
20	78	39.28	0.37	5
17	83	39.65	0.36	
5	46	40.03	0.51	
15	83	40.11	0.33	
8	16	40.25	0.87	
16	46	40.63	0.50	
26	52	41.11	0.46	6
31	17	41.40	0.89	
27	74	41.82	0.36	
25	35	41.85	0.54	
30	32	42.27	0.56	
39	27	42.86	0.73	
13	35	43.51	0.61	7
1	34	43.97	0.63	
38	26	44.25	0.69	
14	38	46.22	0.60	8

1919. 537.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
37	55	30.83	0.42	1
32	52	30.97	0.46	
28	106	32.17	0.30	
4	87	32.53	0.36	2
36	19	32.69	0.91	
35	28	33.05	0.80	
19	129	33.30	0.27	
9	19	33.61	0.93	
21	97	33.68	0.31	

1919. 538.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
1	97	30.86	0.31	1
14	65	32.26	0.42	
13	119	33.21	0.29	2
25	12	33.97	0.89	
2	107	34.40	0.29	
18	151	34.46	0.23	
24	56	34.96	0.49	
26	98	35.35	0.33	3
17	98	35.94	0.35	
11	76	36.00	0.40	
5	102	36.52	0.30	

TABLE II C (CONT.)

1919. 538 (Cont).

1919. 538.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
22	50	36.56	0.53	4
10	140	36.70	0.26	
7	135	36.70	0.28	
16	106	37.13	0.29	
27	75	37.57	0.39	5
9	79	37.88	0.37	
6	117	37.96	0.30	
29	85	38.18	0.38	
21	53	38.26	0.48	6
19	70	38.63	0.40	
8	114	38.99	0.31	
28	96	39.37	0.30	
15	76	39.51	0.40	7
20	74	40.57	0.37	
23	77	40.96	0.38	
3	112	41.75	0.29	
4	107	41.96	0.30	7
12	127	43.29	0.27	

1919. 543.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
2	31	36.79	0.58	1
8	68	41.49	0.38	2
22	19	41.75	0.88	3
6	74	43.05	0.36	
1	55	44.07	0.50	4
17	54	45.06	0.46	
19	43	45.29	0.53	
16	42	46.56	0.56	
21	14	46.59	0.92	5
18	13	46.90	0.90	
4	85	48.06	0.31	
24	29	48.38	0.78	
5	68	49.16	0.48	6
15	48	49.80	0.56	
23	62	49.86	0.49	
13	48	50.13	0.53	
9	63	50.26	0.50	7
10	50	50.57	0.51	
11	53	51.63	0.50	
14	75	53.39	0.39	
3	80	53.76	0.35	8
7	61	56.09	0.41	
20	41	56.09	0.55	
12	19	57.68	0.87	

1919. 550.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
10	153	34.85	0.25	1
22	69	34.96	0.46	2
12	161	37.16	0.24	
8	45	37.78	0.57	
4	114	37.94	0.30	
9	25	38.41	0.78	3
5	188	38.51	0.21	
29	41	39.18	0.53	
31	83	39.42	0.39	
28	29	39.69	0.82	4
21	157	39.72	0.27	
27	112	39.77	0.31	
24	83	39.99	0.38	
1	90	41.10	0.36	5
3	118	41.16	0.30	
30	43	41.49	0.54	
19	79	42.01	0.39	
17	52	42.41	0.46	6
6	50	44.19	0.50	
7	52	44.81	0.48	
2	19	45.05	0.91	
23	77	45.07	0.38	7
11	55	46.27	0.47	
25	54	47.03	0.43	
20	103	47.66	0.32	
14	46	49.18	0.55	8
26	25	50.04	0.69	
15	70	51.14	0.38	
16	19	51.14	0.83	
13	28	51.15	0.64	9
18	27	54.73	0.65	

1919. 560.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
3	87	*37.29	0.29	1
22	41	37.61	0.59	2
1	102	38.87	0.34	
30	63	39.12	0.44	
17	72	39.38	0.41	
11	39	41.86	0.58	3
27	54	41.93	0.46	
8	43	42.45	0.52	
14	29	43.07	0.78	
20	48	43.18	0.54	

TABLE II C (CONT.)

1919 560 (Cont).					1919. 562 (Cont).				
1919. 560.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1919. 562.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
13	65	43.19	0.43	4	69	97	48.03	0.30	6
6	47	43.23	0.56		53	141	49.12	0.24	
16	58	44.96	0.47		57	82	49.29	0.36	
18	19	45.11	0.87		28	76	49.53	0.39	
15	23	45.37	0.83	5	14	112	49.74	0.30	7
25	49	45.46	0.56		34	43	49.77	0.51	
2	121	47.17	0.28		47	59	49.78	0.42	
24	78	47.28	0.40		40	21	49.89	0.78	
23	93	47.34	0.32	6	17	78	49.96	0.34	8
5	76	47.48	0.43		3	79	50.26	0.32	
26	59	47.76	0.50		2	66	51.20	0.41	
28	91	47.91	0.30		27	27	51.27	0.74	
7	82	48.04	0.39	7	15	14	51.41	0.88	9
12	61	49.09	0.41		50	84	51.44	0.37	
21	37	49.51	0.60		1	70	51.49	0.39	
27	44	49.69	0.57		66	92	51.50	0.31	
19	78	51.81	0.37	8	5	72	51.53	0.42	10
4	72	54.31	0.39		35	68	51.62	0.45	
10	57	55.48	0.48		48	39	51.63	0.59	
9	15	55.62	0.91		41	40	51.71	0.57	
					16	117	51.82	0.30	11
					64	62	51.96	0.43	
					51	61	52.18	0.47	
					13	69	52.73	0.44	
					9	111	52.80	0.29	12
					45	34	52.91	0.59	
					38	82	53.04	0.32	
					55	67	53.15	0.41	
					24	28	53.31	0.69	13
					61	41	53.39	0.52	
					30	15	53.46	0.92	
					44	62	53.49	0.41	
					4	59	53.65	0.42	14
					31	19	53.68	0.88	
					54	34	53.71	0.54	
					60	68	53.72	0.43	
					8	95	53.76	0.29	15
					7	38	54.88	0.57	
					32	42	55.26	0.56	
					25	12	55.41	0.93	
					37	91	55.73	0.33	16
					56	43	55.89	0.54	
					46	81	57.52	0.35	
					18	36	58.83	0.63	
					43	57	59.14	0.45	17
					63	41	59.77	0.59	
					68	82	60.17	0.36	
					19	35	61.83	0.60	

1919. 562.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
6	36	39.86	0.57	1
33	71	41.52	0.42	2
49	73	41.97	0.40	
42	83	43.39	0.37	3
26	94	43.62	0.32	
62	45	43.85	0.60	4
20	120	44.38	0.28	
58	99	44.44	0.31	5
10	152	44.81	0.25	
67	87	44.87	0.38	6
23	113	44.98	0.29	
52	31	45.23	0.69	7
29	47	45.75	0.54	
12	84	46.48	0.40	8
36	29	47.11	0.72	
59	41	47.31	0.53	9
22	78	47.33	0.36	
39	93	47.48	0.33	10
65	109	47.59	0.28	
21	65	47.72	0.48	11
11	19	47.82	0.89	

					1919. 563 (Cont.).				
1919. 563.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1919. 563.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
1	93	35.62	0.36	1	5	72	37.81	0.40	3
14	82	35.71	0.39		17	28	38.06	0.68	
10	29	36.83	0.69		7	119	38.84	0.29	
6	73	36.99	0.39		12	92	39.17	0.30	
4	35	37.05	0.57		8	72	39.51	0.41	
9	68	37.41	0.44	2	11	24	39.75	0.72	
18	41	37.62	0.53		3	46	40.42	0.54	
13	43	37.73	0.57		16	37	40.57	0.58	
15	69	37.77	0.41		2	125	40.96	0.27	

TABLE III.

NUMBERS OF GENOTYPICAL GROUPS, ESTIMATED TO BE
PRESENT IN THE F_3 -FAMILIES.

Number of groups.	A. White- seeded families.	B. Mixed families.	C. Coloured- seeded families.
	Mean 8.66	Mean 9.45	Mean 8.46
1	—	—	—
2	—	—	—
3	—	1	1
4	—	—	—
5	2	—	—
6	1	2	—
7	2	1	2
8	5	4	4
9	6	4	3
10	2	4	—
11	—	3	2
12	1	2	1
13	2	2	—
14	—	1	—
15	—	—	—
16	—	—	—
17	—	—	—
18	—	—	—
19	—	—	—

TABLE IV

MEANS OF ALL COLOURED PLANTS AND THOSE OF ALL
WHITE-SEEDED PLANTS IN MIXED F_3 -FAMILIES,
COMPARED TOGETHER.

Fami- lies.	M. colour- red.	M. whites.	M. whites without crossovers.	Difference in favour of coloured.	Difference in favour of whites.	Without crossovers.
529	49.34	36.84	—	12.50	—	
516	48.61	36.53	—	12.08	—	
539	41.90	33.05	—	8.85	—	510.10.11
534	43.76	35.45	—	8.31	—	542. 9.03
530	39.28	32.09	—	7.19	—	515. 8.97
515	43.17	36.25	34.21	6.92	—	539. 8.85
551	47.43	40.60	38.99	6.83	—	551. 8.44
564	34.18	27.61	—	6.57	—	534. 8.31
510	41.58	35.44	31.47	6.14	—	530. 7.19
549	36.10	30.02	—	6.08	—	564. 6.57
535	48.27	42.31	—	5.96	—	549. 6.08
531	39.57	33.81	—	5.76	—	535. 5.96
542	35.05	29.74	26.02	5.31	—	519. 5.89
548	38.06	33.31	—	4.75	—	531. 5.76
519	43.32	40.48	37.43	2.84	—	548. 4.75
524	39.22	36.80	34.50	2.42	—	524. 4.72
509	40.95	39.22	—	1.73	—	
525	32.61	31.20	—	1.41	—	
533	41.62	41.28	—	0.34	—	
546	37.97	38.19	—	—	0.22	
527	46.86	47.27	—	—	0.41	
517	40.17	41.48	—	—	1.31	
566	44.54	48.68	—	—	4.14	
532	41.19	47.02	—	—	5.83	

TABLE V

MEANS OF COLOURED- AND OF WHITE-SEEDED PLANTS IN MIXED F_4 -FAMILIES, GROWN FROM CROSSOVER F_3 -PLANTS.

F ₃ -plant 1919. 532. 23.					F ₃ -plant 1919. 532. 33.				
1920. 109.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1920. 112.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
14	62	19.07	0.42	1	37	48	41.18	0.51	1
5	25	19.93 _w	0.73		44	35	41.35	0.62	
27	51	21.13	0.49		12	82	42.03	0.29	
12	18	21.15	0.89		21	59	43.32	0.43	2
8	112	21.86	0.27	3	9	38	43.38	0.58	
22	64	22.94	0.43		53	34	43.41 _w	0.73	
30	58	23.19	0.46		28	22	43.56	0.85	
3	72	23.37	0.38	4	25	42	43.69	0.63	3
7	98	23.42	0.30		1	18	43.75	0.92	
20	36	23.68	0.71		47	77	44.10 _w	0.26	
36	25	24.91	0.76		50	59	44.93	0.48	
6	71	25.19	0.41	5	14	64	44.98	0.44	3
19	83	25.31	0.35		17	49	45.15	0.53	
28	98	26.03	0.29		5	54	45.21	0.45	
10	15	26.95	0.91		32	36	45.36	0.67	
24	68	27.11	0.45	6	40	20	45.39	0.95	4
15	37	27.31	0.74		49	71	45.42	0.43	
33	26	27.34	0.79		16	94	45.45	0.24	
32	93	27.42	0.28		3	76	45.49	0.38	
35	74	27.45	0.39	7	39	83	45.53	0.29	4
34	62	27.49	0.44		19	33	45.64	0.76	
2	24	28.96	0.78		26	48	45.68	0.63	
26	75	29.07	0.37		51	82	45.72	0.27	
7	11	29.14	0.92	8	42	34	45.73	0.70	5
31	35	29.15	0.69		46	28	45.91	0.76	
38	82	29.39	0.36		13	63	45.96	0.43	
1	38	29.51	0.65		23	48	46.04	0.58	
21	39	30.85 _w	0.61	9	15	112	46.12	0.20	5
11	57	30.93 _w	0.52		30	94	46.86	0.23	
25	38	31.57	0.61		33	15	46.92	0.95	
13	24	31.86 _w	0.82		48	43	47.05	0.64	
4	79	31.99 _w	0.29	9	4	68	47.13	0.39	5
23	40	32.17	0.68		56	27	47.19	0.74	
18	46	34.36 _w	0.54		24	54	47.31	0.42	
39	61	34.59	0.41		35	68	47.34	0.34	
29	75	34.86	0.33	9	41	45	47.43	0.57	5
16	84	35.01 _w	0.21		55	51	47.47	0.52	
9	67	36.53 _w	0.41		18	82	47.49	0.35	
17	28	36.95 _w	0.73		38	25	47.72	0.77	
					43	39	47.75	0.72	
					6	44	47.83	0.65	
					11	18	48.12 _w	0.93	
					20	121	48.94 _w	0.20	
					34	48	48.96 _w	0.64	
					8	37	49.17	0.50	

Mean of all the coloured plants =
26.69. — Mean of all the white
plants = 32.65 (without crossovers
33.56).

TABLE V (CONT.)

F₂-plant 1919. 532. 33. (Cont.)

1920. 112.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
52	17	49.21	0.89	6
27	46	49.25w	0.56	
56	85	49.39w	0.38	
10	57	49.51w	0.49	
2	64	49.56	0.40	
29	49	49.63w	0.52	
54	31	50.14w	0.67	
22	45	50.94w	0.60	
36	33	51.57	0.53	
31	72	51.86w	0.42	
45	69	51.93w	0.45	

Mean of all the coloured plants 45.97

Mean of all the white plants 48.93
(without crossovers 49.88).

F₂-plant 1919. 566. 4.

1920. 154.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
17	61	37.11	0.41	1
35	52	37.23	0.49	
14	34	37.31	0.72	
62	78	38.51	0.26	
71	50	38.54	0.49	
67	45	38.64	0.54	2
10	30	38.73w	0.82	
36	75	38.91	0.26	
26	56	39.02	0.47	
3	68	39.05w	0.34	
79	49	39.17	0.52	
69	54	39.23	0.51	
74	38	39.34	0.73	
20	40	39.52w	0.68	
31	34	39.54	0.81	
7	38	39.86	0.75	3
64	72	40.73	0.26	
28	98	40.85	0.19	
16	70	40.96	0.29	
33	15	40.99	0.91	
49	61	41.03	0.44	
24	34	41.15	0.71	
77	117	41.27	0.16	
59	62	41.27	0.35	
6	9	41.29	0.98	
22	34	41.37	0.73	4
65	39	41.42	0.68	
5	25	41.46	0.81	

F₂-plant 1919. 566. 4. (Cont.)

1920. 154.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
37	79	41.47	0.27	4
70	62	41.52	0.45	
30	54	41.54	0.47	
60	42	41.63	0.61	
9	49	41.68	0.54	
72	63	41.72	0.42	
66	36	41.85	0.68	
75	42	41.86	0.54	
23	30	41.94	0.74	
42	84	42.01	0.21	
4	61	42.06	0.48	
76	54	42.11	0.52	
56	75	42.23	0.37	
12	60	42.94	0.43	5
54	42	43.07	0.53	
82	40	43.14	0.61	
38	59	43.15	0.45	
27	34	43.27	0.72	
80	68	43.28	0.24	
32	64	43.29	0.31	
8	12	43.34	0.93	
45	43	43.37	0.65	
58	59	43.42	0.43	
81	55	43.51	0.44	6
2	41	43.54	0.58	
44	72	43.57	0.27	
19	26	44.75	0.75	
53	41	44.81	0.64	
41	20	44.95	0.81	
52	65	45.07	0.38	
15	62	45.10	0.39	
83	39	45.15	0.57	
63	51	45.17	0.45	
47	40	45.21w	0.62	7
21	70	45.23w	0.31	
46	114	46.72w	0.19	
39	85	46.93	0.28	
51	39	47.09w	0.55	
57	21	47.12w	0.83	
40	29	47.21w	0.76	
18	127	47.24w	0.18	
1	94	47.31	0.24	
73	61	47.33	0.45	
13	29	47.41w	0.73	7
68	42	48.82w	0.64	
29	27	48.91w	0.82	
50	66	48.95w	0.41	
43	75	49.12	0.33	7
25	49	49.15w	0.54	
34	36	49.23	0.72	
48	55	49.51w	0.51	

TABLE V (CONT.)

F₂-plant 1919. 566. 4. (Cont.)

1920. 154.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Grond.
55	31	50.85w	0.74	
11	69	50.93w	0.29	
78	52	51.25w	0.56	8
61	84	53.18w	0.29	9

Mean of all the coloured plants 42.18.

Mean of all the white plants 47.10.
(without crossovers 48.51).

F₂-plant 1919. 566. 15.

1920. 165.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
37	57	45.51	0.51	1
9	33	46.94	0.79	
16	75	47.11	0.24	
34	81	47.25	0.26	
2	46	47.31	0.59	
21	69	47.43	0.31	2
15	42	48.68	0.63	
28	30	48.75	0.81	
1	24	49.10w	0.83	
32	51	49.15	0.57	
48	72	49.32	0.25	
30	60	49.41w	0.45	3
5	18	50.83	0.94	
56	39	51.24	0.68	
58	35	51.38	0.71	
4	61	51.39	0.43	4
44	56	51.52	0.58	
26	30	51.54	0.74	
33	69	51.73	0.28	
10	62	51.86	0.39	
57	58	52.79	0.51	
49	69	52.98	0.46	
25	23	53.17	0.73	
41	80	53.19	0.29	

F₂-plant 1919. 566. 15. (Cont.)

9120. 165.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
29	71	53.25	0.36	
47	62	53.39	0.45	
40	68	53.32	0.42	5
3	59	53.57	0.54	
8	29	53.43	0.68	
20	75	53.59	0.37	
14	25	53.62	0.74	
51	22	54.59	0.85	
27	79	54.85	0.27	
36	72	55.18	0.34	
23	19	55.25	0.93	
46	54	55.25	0.51	6
7	97	55.37	0.19	
13	61	55.39	0.47	
17	55	55.42w	0.51	
54	65	55.49w	0.47	
55	51	55.53	0.54	
19	72	55.72	0.38	
42	40	55.83w	0.63	
52	31	56.75w	0.84	
6	82	56.91w	0.26	
12	68	57.13	0.47	
38	74	57.24w	0.34	
50	65	57.26	0.47	7
18	53	57.41w	0.56	
45	31	58.52w	0.87	
39	95	58.83w	0.18	
12	51	59.12	0.56	
35	57	59.39w	0.55	8
11	39	59.41	0.74	
59	78	60.73w	0.27	
24	61	60.85w	0.43	
43	41	61.23w	0.68	
31	75	61.28w	0.30	9
53	58	61.35w	0.49	

Mean of all the coloured plants 52.48.

Mean of all the white plants 57.39
(without crossovers 58.48).

TABLE VI

MEANS OF COLOURED- AND OF WHITE-SEEDED PLANTS IN MIXED F_4 -FAMILIES, GROWN FROM F_3 -PLANTS LACKING THE INFLUENCE OF THE LINKED SEEDWEIGHT-FACTOR.

F ₃ -plant 1919. 525.9.					F ₃ -plant 1919. 525.9. (Cont.)					
1920. 48.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	1920. 48.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	
10	79	27.32	0.34	1	30	63	35.25w	0.41	5	
28	41	27.41	0.58		11	32	35.31	0.85		
3	62	27.56	0.43		32	34	35.52	0.76		
20	24	27.63	0.75		41	73	37.12	0.29		
31	95	28.98	0.23		52	74	37.13	0.32	6	
42	47	29.13	0.61	17	67	37.38	0.41			
39	68	29.26w	0.47	2	23	30	38.98	0.72		
1	93	29.27	0.19		49	62	38.99	0.45	7	
8	18	29.34	0.88		5	74	39.07	0.29		
33	23	29.39	0.83		Mean of all the coloured plants 32.54.					
50	40	29.53w	0.59		Mean of all the white plants 32.21.					
16	57	29.62	0.48							
34	44	29.73	0.62							
12	68	30.83	0.35							
4	43	30.98w	0.64							
22	27	31.14w	0.72							
48	61	31.21	0.46	3						
53	42	31.22w	0.68		1920.	Number	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.	
45	54	31.28	0.50		51.	of				
46	42	31.34	0.59			seeds.				
15	67	31.47	0.44		17	50	35.31	0.53	1	
19	72	31.56w	0.38	10	68	35.42	0.36			
51	53	31.63w	0.49	2	61	35.51w	0.43			
26	54	31.64	0.47	7	32	36.83	0.82			
13	43	31.65w	0.63	13	39	36.98	0.74			
44	76	31.71	0.31	4	22	77	37.07	0.29	2	
2	36	31.75	0.73		6	72	37.12	0.34		
24	82	31.78	0.23		1	86	37.14	0.21		
21	49	32.75w	0.54		12	80	37.25w	0.29		
7	27	32.86	0.81		4	37	37.27w	0.75		
35	20	33.06	0.92		11	44	37.35	0.65	3	
29	25	33.11w	0.83		20	60	37.56w	0.49		
43	33	33.14w	0.77		8	61	37.61	0.55		
6	63	33.21	0.44		3	66	37.62	0.46		
38	48	33.22	0.57		16	72	38.73	0.37		
47	40	33.42w	0.64	14	79	38.88	0.28			
25	65	33.45	0.38	18	76	38.91	0.34			
40	89	33.46w	0.21	15	39	39.15w	0.68			
54	25	33.55	0.72	19	64	39.26	0.44			
36	34	33.57	0.65	5	67	39.34	0.41			
14	68	33.71	0.43	9	51	39.41	0.53			
37	62	34.65	0.48	21	40	40.15	0.68			
18	39	34.98w	0.59	Mean of all the coloured plants 37.83.						
27	34	35.06	0.63	Mean of all the white plants 37.35.						
9	48	35.07	0.52							

TABLE VI (CONT.)

F ₃ -plant 1919. 527.4.				
1920. 69.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
19	63	53.19w	0.42	1
3	42	53.34	0.61	
10	55	54.68	0.54	
6	39	54.87	0.73	
22	78	54.93w	0.29	
5	60	55.17	0.47	2
20	63	55.24	0.46	
28	57	55.25	0.53	
1	68	55.31	0.41	
39	74	55.35	0.36	
26	51	55.41	0.58	
2	79	55.42	0.23	
33	49	56.78	0.57	
25	65	56.85	0.43	
15	56	57.14w	0.51	3
35	42	57.26	0.67	
12	45	57.27w	0.68	
9	50	57.29w	0.61	
8	60	57.34w	0.49	
31	58	57.41	0.44	
34	104	57.42	0.19	
29	85	57.45	0.24	
17	13	57.51	0.92	
16	54	58.96	0.58	
27	58	59.07	0.49	
7	70	59.08	0.28	4
37	43	59.21	0.61	
23	38	59.24w	0.68	
4	58	59.25	0.47	
13	49	59.31w	0.59	
36	61	59.33	0.32	
11	20	59.54	0.91	
24	63	59.56w	0.41	
30	31	60.61	0.86	
18	70	60.98	0.34	
32	79	61.03	0.21	
14	51	61.07	0.55	5
38	80	61.15w	0.23	
21	27	61.18	0.76	

Mean of all the coloured plants 57.67.

Mean of all the white plants 57.42.

F ₃ -plant 1919. 527.11.				
1920. 75.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
10	63	49.17	0.36	1
17	50	49.25	0.51	
3	37	49.53w	0.73	

F ₃ -plant 1919. 527.11. (Cont.)				
1920. 75.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
24	57	50.72	0.49	
9	68	50.86	0.37	
2	47	50.87	0.58	
23	71	51.03	0.29	
5	63	51.14	0.41	2
13	74	51.29w	0.29	
16	53	51.38w	0.51	
30	69	52.63	0.37	
11	32	52.95	0.78	
4	46	53.24w	0.52	3
31	40	53.35	0.68	
28	35	53.38	0.71	
14	41	53.42w	0.62	
6	21	53.45	0.90	
15	23	53.47	0.83	
20	87	53.52	0.20	
29	52	53.61w	0.59	
26	93	54.75	0.19	
8	30	54.92w	0.75	
33	24	55.15w	0.79	
21	61	55.18	0.48	4
7	57	55.31	0.52	
18	22	55.37	0.83	
25	29	55.42	0.78	
12	70	55.51	0.29	
1	22	55.54w	0.82	
32	61	57.07	0.47	
22	62	57.15	0.43	5
27	53	57.58	0.57	
19	47	58.99	0.63	

Mean of all the coloured plants 53.67.

Mean of all the white plants 53.12.

F ₃ -plant 1919. 527.21.				
1920. 82.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
39	58	27.18	0.49	1
11	42	27.21	0.63	
34	34	27.33w	0.76	
2	53	27.56	0.51	
9	62	27.71	0.47	
19	45	28.53w	0.63	
31	53	28.85	0.53	
29	73	28.91	0.24	
4	60	29.03w	0.48	
3	96	29.05	0.18	
35	51	29.13	0.53	2

TABLE VI (CONT.)

F₂-plant 1919. 527.21. (Cont.)

1920. 82.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
22	44	29.28	0.61	3
10	57	29.34w	0.51	
43	40	29.37w	0.69	
18	59	29.56	0.47	
24	34	30.41w	0.75	
13	63	30.96	0.46	
42	31	31.01	0.71	
5	68	31.09	0.37	
26	80	31.15w	0.26	
36	62	31.26	0.45	
28	69	31.26w	0.39	4
16	60	31.29	0.47	
17	54	31.34	0.58	
38	62	31.38	0.43	
1	50	31.45	0.59	
33	57	31.49w	0.49	
12	41	31.73	0.64	
37	34	32.69	0.75	
15	75	32.75w	0.23	
32	70	32.94	0.39	
21	55	33.12	0.51	5
14	63	33.15	0.43	
8	86	33.19w	0.18	
25	23	33.28w	0.86	
23	37	33.34	0.57	
40	65	33.41	0.44	
6	19	33.43w	0.92	
20	65	34.85	0.43	
30	77	35.06	0.29	
7	70	35.15w	0.37	
27	50	35.21	0.58	6
41	62	35.32	0.47	

Mean of all the coloured plants 31.20.

Mean of all the white plants. 31.12.

F₂-plant 1919. 546.4.

1920. 119.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
13	88	27.06	0.23	1
25	61	27.28	0.45	
67	49	27.31	0.58	
46	41	27.42w	0.68	
57	64	28.84	0.37	2
12	20	28.93	0.91	
37	46	29.04	0.58	
5	79	29.11w	0.29	
22	27	29.12	0.84	

F₂-plant 1919. 546.4. (Cont.)

1920. 119.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
31	32	30.65	0.76	3
43	69	31.14w	0.34	
18	37	31.19	0.66	
6	63	31.32	0.39	
11	62	31.41w	0.44	
39	53	31.43	0.58	4
38	60	32.82	0.45	
23	43	32.95	0.63	
28	37	33.04	0.75	
64	58	33.12	0.47	
48	52	33.16w	0.61	5
63	75	33.21	0.29	
9	82	33.34	0.23	
50	98	34.51	0.18	
56	63	35.07w	0.42	
3	69	35.15	0.37	6
27	57	35.24	0.48	
36	42	35.29w	0.68	
61	49	35.31	0.59	
42	54	35.37	0.55	
53	68	36.11w	0.39	7
20	39	36.84	0.63	
1	73	37.01	0.38	
24	32	37.04	0.75	
68	27	37.12	0.81	
16	80	37.13	0.29	8
34	67	37.23w	0.43	
47	62	37.25	0.48	
15	59	37.31w	0.47	
66	63	37.34	0.45	
21	30	37.36	0.79	9
4	41	37.51	0.62	
44	75	37.53w	0.34	
55	54	38.82	0.51	
8	60	38.83	0.49	
35	49	38.87	0.57	9
17	72	39.01	0.36	
49	85	39.03	0.29	
29	56	39.12w	0.51	
33	92	39.23	0.24	
10	79	39.35	0.37	8
19	74	39.38w	0.39	
45	61	39.52	0.42	
2	44	40.63	0.57	
59	57	40.72	0.49	
32	46	41.15	0.58	9
54	65	41.28	0.36	
26	34	41.32	0.68	
7	60	42.11	0.46	
62	76	43.12w	0.27	
51	68	43.29	0.39	

TABLE VI (CONT.)

F₂-plant 1919. 546.4. (Cont.)

1920. 119.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
40	61	43.35	0.43	10
65	48	44.62	0.57	
14	56	45.18	0.54	
58	63	45.19	0.49	
30	79	47.37	0.38	11
60	50	49.41	0.57	12
52	57	51.52w	0.54	13
41	63	53.44	0.43	14

Mean of all the coloured plants 37.02.

Mean of all the white plants 36.33.

F₂-plant 1919. 546.43. (Cont.)

1920. 131.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
14	56	47.52	0.52	6
1	68	48.46	0.43	
39	40	48.68	0.68	
23	52	49.14	0.54	
41	44	49.38w	0.63	
32	57	49.41	0.53	
6	60	49.46	0.47	7
27	42	50.76	0.63	
15	51	51.19	0.56	

Mean of all the coloured plants 44.87.

Mean of all the white plants 45.03.

F₂-plant 1919. 546.43.

1920. 131.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
7	41	38.13	0.64	1
13	77	38.25	0.32	
28	21	39.07	0.92	
3	62	39.12w	0.47	
37	57	39.19	0.54	2
22	79	40.56	0.29	
5	37	41.01	0.67	
34	33	41.15	0.72	
10	28	41.16	0.83	3
17	55	41.35	0.54	
29	46	43.12w	0.61	
11	65	43.21	0.43	
25	57	43.23w	0.52	4
4	40	43.33	0.67	
36	49	43.37	0.58	
31	57	44.85	0.47	
19	69	45.13	0.35	5
40	63	45.18	0.44	
8	70	45.27w	0.39	
26	54	45.28	0.52	
20	56	45.32w	0.54	5
33	61	45.35w	0.48	
16	68	45.41	0.39	
30	23	45.49	0.82	
2	71	45.51	0.36	5
21	38	46.52	0.65	
38	59	46.68	0.48	
12	62	47.08	0.47	
9	82	47.15w	0.29	5
24	75	47.16	0.36	
18	50	47.31w	0.58	
35	65	47.42	0.43	

F₂-plant 1919. 546.58.

1920. 139.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
2	61	25.18	0.48	1
34	28	25.49	0.85	
25	34	26.53	0.72	
6	79	27.06	0.29	
12	67	27.19w	0.43	2
1	42	27.27	0.63	
41	57	27.29	0.54	
21	59	28.04	0.49	
10	54	28.73	0.52	3
38	66	29.06	0.37	
31	63	29.15w	0.41	
51	43	29.16	0.62	
14	85	29.24	0.29	4
20	66	29.24	0.38	
47	61	29.32	0.47	
3	60	29.42	0.45	
39	36	29.43w	0.72	4
22	44	29.63	0.62	
8	82	30.38w	0.29	
49	54	31.15	0.50	
30	59	31.19	0.43	4
46	51	31.22	0.54	
17	46	31.27	0.62	
15	32	31.28w	0.73	
26	87	31.43w	0.24	5
40	74	31.46	0.37	
7	60	31.49	0.49	
32	17	31.72w	0.95	
24	37	32.53w	0.68	5
48	61	32.84w	0.47	
13	65	32.91	0.48	
19	78	33.07	0.31	

F₂-plant 1919. 546.58. (Cont.)

1920. 139.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
42	40	33.18	0.63	
5	52	33.19	0.58	
28	34	33.24	0.71	
43	47	33.27	0.60	
33	69	33.29	0.43	
50	58	33.43	0.51	
37	37	33.44w	0.72	
16	85	33.47	0.26	
11	74	33.53w	0.34	
35	70	33.78	0.39	
27	62	34.15	0.44	
53	55	34.92	0.49	

F₂-plant 1919. 546.58. (Cont.)

1920. 139.	Number of seeds.	M. cgr.	$\sigma : \sqrt{n}$	Group.
44	59	35.08	0.47	6
9	80	35.19	0.30	
29	84	35.19	0.29	
18	82	35.25w	0.31	
23	21	35.27	0.82	
4	38	35.39w	0.65	
36	47	36.11	0.59	
52	75	36.93	0.36	
45	92	36.98	0.21	7

Mean of all the coloured plants 31.62.

Mean of all the white plants 31.51.

BOEKBESPREKING

BABCOCK, ERNEST BROWN, 1924. — *Species hybrids in Crepis and their bearing on evolution*. The Am. Nat. 58, p. 296—310.

Schr. begint met uiteen te zetten, dat z. i. de feiten, die ter verklaring ter beschikking staan, niet rechtvaardigen, dat men ontkent, dat de wetenschap ons nader tot de oplossing der evolutie heeft gebracht, noch, dat men in een enkel proces, erfelijkheid van verworven eigenschappen, mutatie of kruising, de oplossing van het probleem mag zien. Elk dezer evolutie-theoriën acht hij van beperkte draagwijdte en ik wil hierop op 't oogenblik geen kritiek uitoefenen, slechts volstaan met de opmerking, dat voorstanders van elk der drie theoriën meenen, dat de basis van hun theorie breed genoeg is om een sluitende evolutievoorstelling te dragen. Ten aanzien van de kruisingstheorie, welke als evolutieprincipe bij dit onderzoek meer speciaal naar voren komt, meent schr. dat de verklaringsmogelijkheid gelimiteerd wordt doordat de primitiefste vormen niet in staat waren zich geslachtelijk voort te planten. De oplossing van dit punt, indien bereikbaar, is echter m. i. voor de toekomst weggelegd.

Uit het *Crepis*-onderzoek vermeld ik als het belangrijkste:

C. Setosa \times *capillaris*, die resp. 4 en 3 chromosomen in de geslachts-cellen bezitten, levert een krachtige F_1 , welke gemakkelijk met beide ouders terug te kruisen is en ook bij zelfbestuiving zaad voortbrengt. Somatische cellen 7 chromosomen. Bij de reductiedeeling is karakteristiek, dat zich geen paren vormen, daar de chromosomen geen homologen vinden. De reductiedeeling is dientengevolge onregelmatig, waardoor gameten met 0—7 chromosomen te verwachten zijn, natuurlijk slechts t. d. levensvatbaar. Bij terugkruising der bastaarden met *setosa* (4 chrom. hapl.) zijn dan F_2 -planten mogelijk met 4—11 chromosomen, waarvan gevonden zijn zulke met 7, 8 en 10 chromosomen. Voorloopig onderzoek maakt waarschijnlijk, dat in die met 10

chromosomen, paren setosa- en capillaris-chromosomen te onderscheiden zijn. Het zal dus blijken mogelijk te zijn hieruit nieuwe soorten met hooger chromosomenaantal te krijgen bij zelfbestuiving, n.l. bij 8 *setosa* chromosomen en 2 *capillaris* uit de kiemcellen (4 *setosa* + 1 *capillaris*) + (4 *setosa* + 1 *capillaris*) een constante vorm met 10 chromosomen en uit kiemcellen (4 *setosa* + 2 *capillaris*) + (4 *setosa* + 2 *capillaris*) een constante vorm met 12 chromosomen.

Crepis setosa (4 hapl.) \times *C. biennis* (20 hapl.) is in vrij groote mate zelffertil en heeft 24 chromosomen. Hier doet zich het merkwaardige geval voor, dat de 20 *biennis*-chromosomen 10 paren vormen en slechts de *setosa*-chromosomen ongepaard blijven. Het blijkt dus dat deze 20 chromosomen 10 paren homologen vormen en dat *biennis* dus ten minste tetraploid is. Bij terugkruising der F_1 met *biennis* en cytologisch onderzoek van twee nakomelingen bleek echter, dat de chromosomen, 32, bestaande uit 30 *biennis* + 2 *setosa* chromosomen, bij de reductiedeling der pollenmoedercellen 15 paren + 2 vormen, waaruit te besluiten is, dat *biennis* als octaploid is te beschouwen.

Het onderzoek kan zeer rijk worden aan uiterst belangrijke resultaten.

H. N. KOOLMAN.

DAVIS, B. M., 1924. — *The behaviour of Oenothera Lamarckiana in selfed line through seven generations*. Proc. Am. Phil. Soc. 63, p. 239—278.

In dit artikel geeft DAVIS een samenvatting van zijn bevinding betreffende een kruising *O. franciscana* \times *O. biennis*. Zijn onderzoek beschouwt hij daarmede als afgesloten. De verkregen bastaard. *O. neo-Lamarckiana* geleele in zeer vele opzichten op *Lamarckiana* en de auteur, uitgaande van de onderstelling, dat *O. Lam.* bastaardnatuur bezit, zocht aan te toonen, dat inderdaad een *Lamarckiana*-achtige hybride eigenschappen vertoont, die kenmerkend zijn voor *Lamarckiana* zelf. Hoewel m. i. van deze proeven vanzelfsprekend geen directe bewijskracht kan uitgaan, zijn ze, gevoegd bij het overige genetische werk op dit gebied, van voldoende belang om het totale resultaat te beschouwen.

Bij zelfbestuiving van *neo-Lam.* blijkt in opeenvolgende generaties het genotype gelijk te blijven, d. w. z. de samenstelling der nakomelingschap is principieel dezelfde en bestaat voornamelijk uit *neo-*

Lam., *franciscana*-type en *franciscana*-dwergtype, *albida*, *nanella* en *hero*-type. Een belangrijk verschil met *Lam.* is, dat bij deze laatste de stamvorm steeds in overwegend percentage voorkomt terwijl bij *neo-Lam.* het percentage der stamvorm varieert tusschen 5 en 22 %, waarnaast 29—54 % *franciscana*-type voorkomt.

O. biennis × *neo-Lamarckiana* geeft tweeling-bastaarden, een *biennis*-type en een *franciscana*-type, evenals *biennis* × *Lam.* waar *laeta* en *velutina* ontstaan. De *reciproke* kruising geeft evenals *Lam.* × *biennis* een uniforme F_1 .

Evenals bij nakomelingen van *Lam.* vinden wij vormen (*hero*-type) met 21 en 28 chromosomen.

Evenals bij *Lam.* vinden wij ca. 50 % verschrompeld pollen. Daarentegen is de zaadsteriliteit bij *neo-Lam.* gering (ca. 10 %) bij *Lam.* 65 %. De schrijver zoekt verband tusschen de geringe zaadsteriliteit en het verschijnen van het *franciscana*-type in de nakomelingschap van *neo-Lam.* in een zoo hoog percentage (ca. 50%). Naast principieele overeenkomst in het gedrag van beide vormen dus tevens groote verschillen.

H. N. KOOIMAN.

KAMMERER, PAUL, 1925. — *Das Rätsel der Vererbung*. M. Abb. 158 pp. Berlin, Verlag Ullstein. Wege zum Wessen 3.

Een aardig boekje, dat een algemeene, hoewel begrijpelijkerwijs uitgesproken zoologisch getinte, inleiding tot de erfelijkheid geeft. Het spreekt wel vanzelf dat het culmineert in de verdediging van de theorie der erfelijkheid van verworven eigenschappen, waarop ik hier niet behoef in te gaan, daar het uiteraard in dit kleine boekje niet meer kan zijn dan een oppervlakkige weergave van wat uitvoerig in zijn onlangs door mij besproken boek ¹⁾ is gegeven.

Principieel vind ik een uitspraak: „Im Gegensatz zu dieser herrschenden formalen Auffassung betrachten wir geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung als weseneins” moeilijk te verdedigen, wat wel geen commentaar behoeft. Ook de voorstelling „Vererbung ist

¹⁾ Sedert ook in het Duitsch verschenen: *Neuvererbung oder Vererbung erworbener Eigenschaften*. Stuttgart-Heilbronn, Walter Seifert Verlag. Het eugenetisch gedeelte, in de Amerikaansche uitgave vrij uitvoerig, is hier sterk verkort. Een zeer goede afbeelding van *Alytes* met de paringswrat is hier te vinden. Ref.

Wachstum" is vreemd, daar groei slechts uiting geeft van erfelijkheid, bepaald wordt door erfelijkheid etc.

Zeër toe te juichen is het bespreken van het vraagstuk der localisatie van de erfelijke eigenschappen, een probleem, dat de belangstelling overwaard is. Hierbij worden de wellicht niet algemeen bekende proeven van Ruzicka aangehaald, die tetanusbacteriën hield op voedselvrij substraat bij verhoogde temperatuur. De chromatine verdween daarbij maar werd geregeneerd wanneer de bacteriën in betere omstandigheden werden gebracht. Ruzicka concludeert daaruit, dat dus het plasma drager der erfelijke eigenschappen moet zijn. M.i. is echter de vraag of de chromosomen zelve dan wel slechts het kleurend vermogen verdwijnt en hersteld wordt. Ook andere onderstellingen zijn mogelijk.

Bij het hoofdstuk „Mutation" worden de mutaties van *Oenothera Lamarckiana* weergegeven zonder op de kritiek te wijzen en zelfs het zwakke onderzoek van Van der Wolk aan *Acer*.

Ook aan eugenetica zijn enkele bladzijden gegeven.

H. N. KOOIMAN.

LATHOUWERS, V., 1924. — *Manuel de l'Amélioration des Plantes de la Grande Culture. Méthodes, Bases Scientifiques, Technique*. Gembloux, Jules Duculot. Paris, Librairie Agricole. (Bibliothèque Agronomique Belge, No. 1). 240 pp., 47 fig.

Om twee redenen verheugt het den referent dit boek onder de aandacht van de lezers van *Genetica* te mogen brengen. In de eerste plaats omdat het het eerste goede boek is op dit gebied, dat in de Fransche taal verschijnt en wij daaruit zien, dat, zoo het boek al niet uit een groote vraag naar een dergelijk werk geboren is, in ieder geval de leidinggevende personen het levensbelang inzien, dat de landbouw bij de toepassing der wetenschappelijke teelt heeft. Want, gelijk de directeur, Journée, in zijn voorrede tot dit boek opmerkt, het verschil in opbrengst tusschen veredelde en niet veredelde gewassen is zoo groot, dat het voor België een waarde van een half millard francs per jaar zou kunnen bedragen, wat overeenkomt met ~~betrekkelijke armoede~~ in het eene, welvaart in het andere geval.

In de tweede plaats bespreek ik het werk gaarne om het boek zelf, dat inderdaad in de meeste opzichten uitnemend is. Het bestaat uit een algemeene inleiding tot de veredeling en erfelijkheidsleer, een alge-

meene uiteenzetting van het practische werk en een speciale bespreking van de veredeling van eenige belangrijke landbouwgewassen.

Het eerste gedeelte is, voor zooverre het de algemeene veredelingsmethoden bespreekt uitstekend en voorzien van een aantal schematische figuren, die, ook voor den leek doorzichtig, er zeer veel toe bijdragen het inzicht te vergemakkelijken. In verband met de verdelingsmethoden, wordt in een paar hoofdstukken tusschen den overigen text gegeven, de theorie der erfelijkheid, historisch toegelicht, uiteengezet. Mogelijk is dit gedeelte iets te schraal in enkele opzichten hoewel ik den auteur geen ongelijk kan geven, wanneer hij uitgegaan is van de meening, dat aan geleerde landbouwers geen behoefte is, wel aan landbouwers, die een begrip hebben van de beteekenis van de wetenschappelijke methode en voorlichting. Ik meen ook wel, dat de schrijver er in geslaagd is den leek duidelijk te maken, dat en waarom veredeling van beteekenis is. Wij vinden hier vooral: de ontwikkeling van het begrip der *petites espèces* van Jordan tot de Reine Linie van Johannsen, de Mendel-splitsing en de mutatie. Voor dit laatste heeft de schrijver een m.i. zeer ongelukkig voorbeeld uit zijn eigen ervaring gekozen.

In het tweede gedeelte wordt het practische werk der veredeling in al zijn details weergegeven: beschrijving en indeeling van den experimenteertuin, zaaien en planten, voorzorgen voor het verkrijgen van vergelijkbaar materiaal, waarneming op het veld, oogsten en analyseeren van den oogst met beschrijving der apparaten tot wegen en meten en verwerken der verkregen gegevens, techniek der vergelijkende proefnemingen, bastaardeering.

In het derde gedeelte vinden wij een uitnemende uiteenzetting in klein bestek van de veredeling van enkele gewassen: verschillende graansoorten (tarwe, spelt, gerst, haver, rogge, mais), suiker- en voederbieten, aardappel, klaver en gras.

Het is niet mogelijk en heeft weinig zin op details hier nader in te gaan. Ik wil eindigen zooals ik begonnen ben met het boek ten eerste in de belangstelling aan te bevelen.

H. N. KOOIMAN

Review of the results in Plant-Breeding and Seed-Growing in Russia.

In een lijvig deel, samengesteld op verzoek van een „Committee of Experimental Works” en geredigeerd door Professor V. V. Talanoff, wordt hier weergegeven, wat in de laatste tien jaar in Rusland op het gebied van veredeling van landbouwgewassen aan praktische resultaten is bereikt.

Helaas is het geheele werk in het russisch geschreven en kan de vrij uitgebreide samenvatting in het engelsch niet geheel het gemis vergoeden, dat we gevoelen doordat de uitvoeriger gegevens voor ons onleesbaar zijn. De bespreking moet dus uiteraard tot de samenvatting beperkt blijven.

Ook aan de wetenschappelijke resultaten is in ruimen zin de aandacht geschonken.

Zoo vinden wij betreffende de onderzoekingen van Vavilov, directeur van „The Bureau of applied Botany and Plant-Breeding” en zijn medewerkers een verslag over de regelmatigheid van variaties, die bij verwante soorten voorkomen. Daaronder wordt in de eerste plaats de immuniteit tegen infectieziekten genoemd en voorts het voorkomen van homologe variëteiten bij verwante soorten benevens het uitwerken van systematische overzichten van de bij bepaalde landbouwgewassen voorkomende variëteiten. In dit opzicht heeft hij sedert 1916 zeer uitgebreide onderzoekingen verricht, voor een zeer belangrijk gedeelte gebaseerd op het materiaal tijdens studiereizen in verschillende Aziatische gebieden verzameld. Als resultaat ontstonden overzichten over verschillende gewassen, vooral granen en leguminosen waarin tal van voordien onbekende vormen opgenomen zijn. Als tweede belangrijk resultaat moeten wij noemen, dat wij een groote stap nader zijn gekomen tot de oplossing van het probleem „de oorsprong der kultuurplanten” meer speciaal dat van de geographische centra van evolutie dier gewassen. Zoo is b.v. het centrum van *Triticum vulgare* te zoeken in Noordelijk Engelsch Indië, Beluchistan, Afghanistan, Bokhara, Perzië, welke streken zeer rijk zijn aan endemische vormen. Voor durum-tarwe (*Tr. polonicum*, *turgidum*, *pyramidale*) ligt dit in Noord-Africa, speciaal Algiers en Abessinië.

Ook kwam Vavilov tot de overtuiging, dat de kultuurplanten in primaire en secundaire te verdeelen zijn, waarbij de primaire reeds in

vóór-historischen tijd werden gecultiveerd, de secundaire eerst later uit wilde vormen („weeds”) zijn voortgekomen.

Met betrekking tot het overige, meer zuiver praktische werk, moet ik kort zijn. Het proefstation-wezen heeft in Rusland een vrij groote uitgebreidheid en het is verheugend op te merken, dat ook onder het Sovjet-regime de belangstelling levendig is gebleven, wat wel blijkt uit de uitbreiding welke het in dien tijd heeft gekregen. Het werk van de proefstations is voornamelijk het verkrijgen van vormen, die boven de landelijke vormen uitmunten in opbrengst en geschiktheid voor het plaatselijk klimaat, dat over dit enorme gebied tusschen uitermate wijde grenzen gevarieerd is. Naast de selectie wordt ook kruising toegepast, waardoor b.v. in katoen zeer gunstige resultaten zijn bereikt. Bovendien zijn in verschillende streken organisaties gesticht die veredelde stammen voor zaadverstrekking vermenigvuldigen. Afgaande op het resumé is de veredeling in 't algemeen met zeer gunstig gevolg toegepast, daar de geselecteerde rassen steeds belangrijk hogere opbrengst gaven dan de landelijke rassen. Voor de gedetailleerde opgaven zie men het werk zelve.

H. N. KOOIMAN.

RUYS, J. D., 1925. — *Enumération des plantes phanérogames angiospermes examinées au point de vue de la Karyologie*. Gedeelte van proefschrift Utrecht. Overdruk uit Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg.

Deze zeer nuttige lijst geeft een overzicht van alle geslachten, waarbij bestudeerd is: ontwikkeling van de "embryozak, ontwikkeling van het pollen, reductiedeeling, vegetatieve deeling. Twee lijsten zijn gegeven: een lijst der geslachten, waarbij aan elk geslacht auteur en jaar als verwijzing naar een uitvoerige literatuurlijst zijn toegevoegd. De bibliographie omvat ca. 1200 titels.

H. N. KOOIMAN.

STUDIEN AN WILDEN BASTARDEN ZWISCHEN VERSCHIEDENEN LINNEONTEN

von

J. P. LOTSY

In Fragen der Evolution soll das Experiment den Weg zeigen, wie JORDAN, MENDEL und DE VRIES uns gelehrt haben, die Entscheidung aber liegt bei der Natur.

Das Studium der letzteren ist durch den Aufschwung, den die experimentelle Genetik genommen hat, sowie ueberhaupt durch das in den Vordergrundtreten von Laboratorium und Experimentiergarten zu sehr in den Hintergrund getreten, wenn uns auch Untersuchungen, wie die von TACKHOLM, Miss BLACKBURN und HARRISON an *Rosa*, OSTENFELD u. ROSENBERG an *Hieracium*, BRAINERD an *Viola*, LIDFORS an *Rubus* und einigen andern wertvolle Aufschlüsse ueber die Wichtigkeit der Bastardierung in der Natur gegeben haben. Zu welchen auffallend richtigen Beobachtungen ein scharf blickender Systematiker dabei kommen kann, zeigen die bekannten Untersuchungen BUSER's an *alpinen Alchemillen*, der einst als extremer Zersplitterer verschrien, zu voller Anerkennung kam, als es sich durch MURBECK's und STRASBURGER's cytologische Untersuchungen herausstellte, dass nicht nur die vielen von ihm unterschiedenen Formen apogam und dadurch constant und in der Tat scharf von einander geschieden waren, sondern auch die von ihm als Bastarde beschriebenen Formen in der Tat solche waren und er sie nur zwischen den wenigen nichtapogamen Formen der Alpen beschrieben hatte. Wie sehr sich aber auch — als das Experiment den Weg noch nicht gewiesen hatte — sogar sehr hervorragende Botaniker irren können in der Wertschätzung von in der Natur vorkommenden Formen, geht aus der 1838 geschriebenen Arbeit ueber die Schweizer *Cirsien* von NÄGELI hervor, in welcher er viele

jetzt allgemein als „Arten“ betrachtete *Cirsien* als Dauermodificationen seiner hypothetischen Urspecies und viele Bastard-Spaltungsproducte als ebensolche Modificationen beschreibt. Ihm fehlte damals eben das wegweisende Experiment. *

Als ich nun durch meine ohne jegliche vorausgesetzte Meinung angefangenen Experimente mehr und mehr die Ueberzeugung gewann, dass die Bastardierung die Basis der Evolution bildet und ich, in erster Linie durch eine Subvention der Holländischen Gesellschaft der Wissenschaften, in den Stand gesetzt wurde, meine Auffassung an dem Geschehen in der Natur zu prüfen, meinte ich diesen nur wenigen Botanikern offenen Weg einschlagen zu müssen, um so mehr, als ich 1922 auf einer Reise nach Amerika, in Arizona, gesehen hatte, welche bedeutende Rolle die Bastardierung zweifellos bei der Formenbildung der in ihrer Systematik noch so verwirrten, schwierigen Familie der *Cactaceen* spielt. Zwar gibt es *Cactaceen*-Systematiker, welche behaupten, dass sie nie Bastarde zwischen *Cacteen* gesehen haben, andere dagegen beschreiben deren mehrere und haben die Resultate von Experimenten nicht nur der praktischen Züchter, sondern auch die wissenschaftlichen, leider nicht weiter verfolgten, von MAC DOUGAL in Tucson auf ihrer Seite, während ich vor Kurzem in Basel sehen konnte, wie Sämlinge sogenannter Arten von *Cactaceen* keineswegs homogen sind. Dass Bastarde in irgend einer Gruppe sogar von vorzüglichen Systematikern nicht erkannt werden, ist nichts ungewöhnliches. Wenn man die Gewohnheit pflegt, jede verschiedene Form einfach gesondert, sei es als Art, als Subspecies, als Varietät oder gar als *Lusus* zu beschreiben, ist es klar, dass man nie Bastarde antreffen wird.

Wie lange auch, trotz vieljähriger Beobachtungen vorzüglicher Botaniker, Bastarde uebersehen werden können, geht daraus hervor, dass z. B. in Zürich und zweifellos in vielen andern Herbarien, *Quercus*-Hybriden unter Species-Namen lagen, bis THELLUNG sie als Bastarde erkannte. Meine Erfahrungen in Arizona hatten in mir das Verlangen geweckt, die Bastarde in der Natur näher zu studieren. Ohne die Hilfe ortskundiger Floristen war das eine aussichtslose Arbeit. Ich fing damit an, mich mit verschiedenen Botanikern in England (CLARIDGE DRUCE), in Irland (R. LLOYD PRAEGER), in Dänemark (OSTENFELD), in Schweden (SAMUELSSON) in Oesterreich (BUXBAUM) in Verbindung zu stellen und bat sie, mir womöglich eine Liste der Bastarde, welche in ihren Ländern gefunden worden waren, zukom-

men zu lassen. Alle haben meiner Bitte bereitwilligst Folge geleistet und sage ich Ihnen dafür hier herzlichen Dank.

Weitere Correspondenz mit Prof. ERNST in Zürich lenkte meine Aufmerksamkeit besonders auf die Schweiz, und machte ich infolge dessen in Juni 1924 unter der bewährten Leitung von Dr. H. GAMS, eine 14 tägige Excursion im Wallis, wo zumal auf der Riffelalp bei Zermatt die schönen *Pulsatilla*-Bastarde auffielen und ueberhaupt so viele Bastarde zu Gesicht kanten, dass ein näheres Studium derselben sehr einladend wurde. Als ich nun noch auf einer Excursion auf den Pilatus, unter der Führung SCHRÖTER's, mich von der Mannigfaltigkeit der Spaltungsproducte von *Rhododendron hirsutum* × *ferrugineum* ueberzeugen konnte, stand es für mich fest, dass eine Durchsicht der Schweizer Herbarien auf darin vorhandene Bastarde den Anfang weiterer Studien bilden sollte. Vorliegende Mitteilung bringt einen kleinen Teil der Resultate dieser Uebersicht. Sie wird von weitem gefolgt werden; später werden hoffentlich Mitteilungen ueber Beobachtungen in der Natur in Neu-Seeland (unter der Leitung COCKAYNE's) und am Cap, wo ich mir vorstelle, zumal auf *Pelargonium*-Bastarde zu fahnden, folgen können.

Zürich, Oct.—Nov. 1924.

I.

DIE CIRSIUM- UND PRIMULA-BASTARDE IM HERBARIUM HELVETICUM DES BOTANISCHEN MUSEUMS DER EIDGEN. TECHNISCHEN HOCHSCHULE ZU ZÜRICH

Im Jahre 1841 publicierte der später berühmt gewordene CARL NÄGELI als seine Erstlingsarbeit in den Neuen Denkschriften der Allgem. Schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften unter dem Titel: „Die Cirsien der Schweiz“ eine, wie er sie selbst bezeichnet, Theorie des Speciesbegriffs, die er dann consequent auf die schweizerischen *Cirsia* anwendete. Er widmete diese Arbeit seinem Lehrer OSWALD HEER.

Die Beobachtungen, welche der Arbeit zu Grunde liegen, wurden in den Jahren 1838 u. 1839 gemacht, als das Reisen in der Schweiz weit unbequemer war wie jetzt, 30 Jahre nach der Veröffentlichung von LAMARCK's Descendenztheorie, 21 Jahre vor dem Erscheinen von DARWIN's Origin of Species, und 62 Jahre, bevor MENDEL's grundlegende

Kreuzungsergebnisse allgemein, 27 Jahre bevor diese NÄGELI bekannt wurden.

In Descendenzfragen verfügte also NÄGELI, als er seine Arbeit schrieb, nur noch ueber die Theorie LAMARCK's, während die einzigen, allgemeineren Untersuchungen ueber Bastarde, auf welche er sich berufen konnte, die von GÄRTNER und KOELREUTER waren.

Es wäre also schon als geschichtliche Studie allein interessant, die damaligen Anschauungen NÄGELI's im Lichte unserer jetzigen Kenntnisse zu betrachten, und doppelt interessant, dies an Hand des in den Schweizer Herbarien vorhandenen, z. T. von NÄGELI selber herührenden Materials zu tun. Als sich mir dann in diesem Jahre die Gelegenheit dazu bot, glaubte ich diese nicht versäumen zu dürfen und publiciere ich also hier das Resultat.

NÄGELI fängt mit einer Betrachtung der

Species

an. Ganz richtig sagt er, dass der Speciesbegriff „das Unwandelbare, unter den jetzigen Umständen ueberall Unveränderliche eines Organismus in sich fasst, und die Species alle Formen begreift, die nur durch wandelbare Charaktere sich von einander unterscheiden“ und fügt dann hinzu: „die also unter den jetzigen Verhältnissen auseinander hervorgehen können, und die demnach hypothetisch von einem Individuum oder von einem Paare abstammen könnten“. „Aus diesem Grundsatz“, fährt er fort, „ergeben sich für die Species folgende drei Bedingungen:

- 1) zu *Einer* Species gehören alle Formen, von denen die Erfahrung bewiesen hat, dass die eine von der andern hervorgebracht worden ist.
- 2) zu *Einer* Species gehören alle Formen, die dergestalt durch Zwischenformen verbunden sind, dass man je von der folgenden annehmen kann, sie könne aus der vorhergehenden entstehen! Diese Zwischenformen dürfen aber nicht hybrid sein.
- 3) *Verschieden(en)* Species gehören an verschiedene Formen, die ohne Uebergänge (hybride ausgenommen) unter den gleichen äussern Verhältnissen neben einander bestehen, da verschiedene Wirkungen nicht die gleiche Ursache haben können“.

NÄGELI sieht sehr wohl ein, dass der zweite Satz hypothetisch ist. Ich will, da die Frage der Zwischenformen auch jetzt noch eine brennende ist, wörtlich citieren, was er darueber sagt:

„Dass alle Formen, die in einander ueberggeführt worden sind, zu der gleichen Species gehören, ist so allgemein angenommen, dass man sich gewöhnlich zur Erhärtung einer Species auf Kulturversuche beruft. Man ist nicht so einig darüber, ob alle Formen, die Uebergänge zeigen, auch wirklich in einander uebergehen können; besonders, da in den meisten Fällen die Empirie es noch nicht bewiesen hat. Doch ist dieses wahrscheinlich. Wenn zwischen zwei Species, wovon die eine aus den Formen *a, b, c*, die andere aus *g, h, i* besteht, in der Natur die *nicht hybriden* Uebergänge *d, e, f* sich finden, die sowohl unter sich, als von *c* und *g* nur Verschiedenheiten des Individuums oder der Varietät zeigen, so muss, wenn *a* in *b* und *b* in *c* verwandelt werden können, ebenfalls *c* in *d*, *d* in *e*, *e* in *f*, *f* in *g* etc., und also am Ende nach und nach, durch Vermittlung der Zwischenglieder, *a* in *i* umgewandelt werden können. Es wäre demnach entweder jedes dieser Glieder als eine eigene Species, oder, wenn man den angenommenen Begriff der Species festhält, alle zusammen nur als eine einzige Species zu betrachten. Und man kann allgemein feststellen, dass alle Formen, die sich zu einander nur wie Varietäten verhalten, zur gleichen Art gehören. Was diese Theorie bestätigt, ist, dass zwei Formen, die von einander bestimmt und ausgezeichnet verschieden sind, die aber Uebergänge zeigen, in der Regel nicht auf der gleichen Lokalität sich finden, und dass ihre Verschiedenheit daher durch äussere Ursachen erklärt werden kann ¹⁾“.

„Ohne Zweifel, fährt NÄGELI fort, existieren diese Formen oder *Subspecies*, wie ich sie nunmehr nennen will, seit Entstehung der Species, so nämlich, dass sie je der Ausdruck sind der äussern Verhältnisse, unter denen die gleiche Art an verschiedenen Orten geschaffen wurde.“

Es geht hieraus hervor, dass NÄGELI's Subspecies synonym ist mit dem, was wir jetzt *Modificationen* nennen, und dass er ein *polytopes* Entstehen der Art annimmt.

Noch besser wäre es zu sagen, dass der NÄGELI'sche Subspeciesbegriff dem Dauermodificationenbegriff deutscher Autoren entspricht, denn NÄGELI sagt: „da diese äussern Verhältnisse zu jener Zeit gewiss

¹⁾ Wie weit NÄGELI darin geht, möge daraus hervorgehen, dass er *Primula officinalis*, *P. acaulis* und *P. elatior*, so wie *Linnaeus*, als drei Formen einer Art, der *P. veris* L. betrachtet, weil es Uebergänge zwischen diesen gibt, (wie wir jetzt wissen, durch Bastardierung verursacht) welche NÄGELI dem Einflusse der Standorte, welche diese Formen bevorzugen, zuschreibt.

auch eine tiefere und intensivere Wirkung ausüben konnten, und wahrscheinlich die Organismen bei ihrer Entstehung eine grössere Empfänglichkeit für Eindrücke von aussen besaßen, so wird dadurch die Konstanz der Subspecies erklärt (sic!) — und es ist begreiflich, wenn unter den jetzigen Bedingungen diese Subspecies mehrere, oft viele Generationen bedürfen, um in einander ueberzugehen."

Durchaus unveränderlich sind sie aber nicht, das beweist nach NÄGELI der Umstand, dass fast nie zwei Subspecies auf der gleichen Lokalität zusammen sind. Es ist also die Lokalität, welche die Form bestimmt, denn handelte es sich um wirkliche Species, so würden sie nebeneinander auf derselben Lokalität wachsen können, da der Einfluss des Bodens etc. sie dann nicht zu ändern vermochte. Wie sehr NÄGELI daran glaubt, mag folgendes Beispiel zeigen:

„Dass nun wirklich eine dieser Formen (von *Primula veris* L.) die andere hervorbringen könne, scheint eine Beobachtung zu beweisen (sic!), die sonst nicht leicht erklärt werden könnte. Auf der Höhe des Pitons (Fortsetzung des Salève bei Genf) fand ich auf einer grossen Weide nichts als *P. officinalis*. In der Mitte war eine Stelle von 2—3 Fuss im Durchmesser, mit lockerer fruchtbarer Dammerde, wo man vor einigen Jahren einen Baum umgehauen hatte. Auf dieser Stelle standen 5—6 Exemplare von *P. elatior*. Sie können nicht schon da gewesen sein, als der Baum noch lebte, denn nirgends im Umkreis, wo noch einige dieser kleinen Bäume stehen, ist eine Spur von *P. elatior*. Auch ist die Stelle nicht grösser, als dass sie gerade von dem Stamme bedeckt wurde. Es ist ebenfalls nicht wahrscheinlich, dass Samen von *P. elatior* vom Winde herbeigetragen worden sei ¹⁾. Warum wäre er in diesem Falle nicht auch in die Umgegend gefallen? Warum besonders sollte *P. officinalis*, die in Menge daneben wächst, und hart an den Rand der Stelle vorrückt, nicht auch durch ihren Samen *P. officinalis* darauf erzeugt haben ²⁾, denn notwendig müssen Samen von dieser letztern auf die Stelle gekommen sein.* — Diese Tat-

¹⁾ Nein, sie schliefen wahrscheinlich im Boden, und wurden beim Roden des Baumes an die Oberfläche gebracht. *Primula*-Samen können bekanntlich lange schlafend bleiben.

²⁾ Weil die Stelle der *P. elatior* besser zusagte, als der *P. officinalis*. Der Kampf um's Dasein war NÄGELI noch nicht bekannt; das geht klar daraus hervor, dass er betont, dass Formen, die in der Natur nie dicht bei einander wachsen, weil die Standorte, wenn auch benachbart, zu verschieden sind und dass sie in ganz ver-

sache, in Verbindung mit der Existenz von Uebergängen, machte es wahrscheinlich, dass unter geänderten äussern Verhältnissen irgend eine der drei Formen *P. elatior*, *officinalis* und *acaulis* einander erzeugen könne."

In Bezug auf die Weise der Umwandlung von Subspecies betont er, dass diese meist allmählich von Stufe zu Stufe geschieht, bisweilen aber auch plötzlich vor sich geht. Im erstern Falle verwandelt sich die Subspecies, indem sie durch die mittlere Lokalität geht, in mittlere Formen, und sie erscheint auf der verschiedenen Lokalität unter der Gestalt einer verschiedenen Subspecies. Wenn dieses stattfindet, so wird man sich leicht ueberzeugen, dass alle diese Formen nur der Ausdruck ihrer verschiedenen Lokalitäten sind, weil die Verschiedenheiten des Terrains und die Verschiedenheiten der Charaktere parallel gehen. Im letztern Fall rückt jede der Subspecies bis auf die mittlere Lokalität und daselbst begegnen sie einander. Wenn, sagt NÄGELI, und das ist wichtig, in diesem Falle die Pflanzen einer Art sich durch Ausläufer fortpflanzen, so sind die Subspecies, ihrer Verbreitung nach, viel deutlicher und oft wie durch eine Linie von einander getrennt. Diejenigen hingegen, welche sich durch Samen fortpflanzen, greifen mehr in einander ein; sie sind auf der Uebergangslokalität gemengt ¹⁾.

Mangel an Uebergangsformen zwischen zwei Subspecies beweist aber keineswegs, dass dieselben wirkliche Species seien, denn wie viele Varietäten gibt es nicht, die vom gleichen (wie wir jetzt wissen, heterozygoten) Individuum gezogen sind, und die sich nicht allmählich, sondern nur in Sprüngen ändern (recte: abgespalten sind). Wie viele Pflanzen bestehen zum Beispiel in verschiedenen Farben, ohne dass sich je Uebergänge zeigen!

Daraus folgert NÄGELI: „Wie also für die Varietäten gewisse mittlere Gebilde nicht in der Macht der Natur liegen, so scheinen auch vermittelnde Glieder der Subspecies zuweilen unmögliche Grössen zu bilden, schliesst aber gleich daran an: „Oft existieren zwar diese Mittelformen, aber ihre Seltenheit zeigt, dass sie nur schwierig und unter sehr günstigen Verhältnissen hervorgebracht werden, d. h. sie setzen ein Zusammentreffen von äussern Einflüssen voraus, die sich nur selten auf diese Art combinirt finden.

schiedenen Klimaten cultiviert werden können. Er uebersieht, dass dann die Konkurrenz ausgeschlossen wird.

¹⁾ offenbar in Folge von Bastardspaltung.

Wie sind nun aber die Subspecies von andern Categorien zu unterscheiden?:

„Wenn zwei verschiedene Formen ohne Uebergänge auf der gleichen Lokalität sich finden, so werden es entweder zwei Species oder zwei Varietäten sein, kaum aber zwei Subspecies. Im Allgemeinen ist es dann leicht zu bestimmen, ob es Species oder Varietäten sind. So werden z. B. nur Unterschiede in Farbe, Behaarung etc. nie als Merkmale der Art gelten können.

Dass es wirkliche, unveränderliche Species gibt, geht daraus hervor, dass es seit Jahrtausenden unter den *gleichen* äussern Einflüssen wachsende, zahllose verschiedene spezifische Gestaltungen gibt, ohne dass jene (die Einflüsse) sie zu assimilieren vermögen, und keinen weiteren Einfluss, als auf die subspezifischen Charactere ausüben. Ein zweiter Beweis wird durch das Verhalten der Bastarde geliefert, welche nach einigen Jahren entweder aussterben, oder zu einem elterlichen Typus zurückkehren. Die Natur kann also mit Hilfe zweier Species wohl eine neue erzeugen ¹⁾, aber sie ist nicht im Stande, sie zu erhalten. Sie ist gezwungen, in den spezifischen Grenzen zu bleiben, die sie sich einmal gezogen hat.

NÄGELI war also damals ein ueberzeugter Anhänger des LINNÉ'schen Prinzips: Species tot numeramus quot ab initio creatae sunt.

Das geht klar aus seinem anschliessenden Satze hervor:

„Wenn also die Species etwas ist, das jetzt unveränderlich und unerreicht bleibt, so ist es unmöglich, dass zwischen Species subspezifische oder varietätliche Uebergänge existieren. Sie wird in Gegenteil entschiedener und ausgezeichneter sich darstellen, nicht sowohl durch eine Kluft in der Ueberordnung als in der Nebenordnung, nicht als ununterbrochene Glieder einer Reihe, sondern als gesonderte gleichlaufende Reihen.“

Subspecies und Varietäten

Alle verschiedene Formen, die zusammen *eine* Species ausmachen, verdanken ihr Dasein äussern Einflüssen, also sowohl Subspecies als Varietäten.

Als Kriterium der Subspecies muss vor allem die relative Konstanz gelten; Varietäten sind viel weniger constant, auch sind sie unter sich

¹⁾ NÄGELI nennt einen Bastard eine hybride Species; ein schlechter Ausdruck, welcher seinem ersten Satz auf S. 2. aber entspricht.

weniger verschieden, als wie die Subspecies. Die Abgrenzung ist allerdings mehr oder weniger willkürlich. Varietäten sind nach NÄGELI: 1) die Modificationen einer Subspecies, die sich zusammen auf der nämlichen Lokalität finden; denn ihre Charactere haben, als von geringern Ursachen erzeugt, auch einen geringern Wert; 2) die verschiedenen Formen, die, wiewohl verschiedene Lokalitäten bewohnend, doch wenig Beständigkeit und viele Uebergänge darbieten; 3) die verschiedenen Formen, die sich zwar ziemlich constant auf ihren respektiven Standorten erhalten, deren Charaktere aber relativ von geringem Werte sind und sich durch die Kultur auf einer mittlern Lokalität nicht erhalten.

Man sieht, die Unterscheidung zwischen Subspecies und Varietäten ist ziemlich, sogar ganz willkürlich; das geht am besten daraus hervor, dass NÄGELI selbst sagt, dass gewisse Herbstformen sowohl als Varietäten wie als Subspecies betrachtet werden können, und dass auch Varietäten relativ constant werden können, in varietätlichen oder individuellen Characteren, oft sogar Abnormitäten, die die Kultur zu erhalten weiss, und denen sie eine gewisse, wenn auch nur künstliche Beständigkeit zu geben vermag. NÄGELI'S Unterscheidung zwischen Subspecies, Varietäten und Racen ist keineswegs klar, klar ist es aber, dass er diese alle als blosse Modificationen der *erblich* unveränderlichen, der immutabeln, also constanten Species, oder wie er sich oft ausdrückt, der Urspecies betrachtet.

In Bezug auf die Benennung, sagt er, dass es zwei Arten gibt, logisch zu verfahren:

„Entweder man rückt den Begriff des GENUS an die Grenze der ideellen oder unveränderlichen Merkmale und gibt jeder URSPECIES einen eigenen *generischen* Namen, wie es in den neuern Zeiten bei einer grossen Menge von Species, namentlich bei den Umbelliferen etc. geschehen ist. Oder man gibt der URSPECIES einen *specifischen* Namen, und man begreift mehr oder weniger dieser Species unter einem Genus. In letzterm Falle würden dann DREI Namen notwendig, statt wie man bisher nach dem Vorgange LINNÉ'S nur zwei anwendete; denn man hätte Genus, Species und Subspecies. Beide Verfahren würden vor dem bisherigen den Vorteil der Consequenz und des klaren Ueberblicks haben, indem wirklich nur gleichartige Grössen coordinirt, ungleichartige dagegen subordinirt werden". Endlich — um von dem bisherigen Gebrauch nicht abzukommen, kann man alle Subspecies eines Genus neben einander stellen, mit specifischen Namen, und diejenigen,

die zusammen eine Urspecies bilden, unter Sectionen oder Racen vereinigen (letzteres nach HEGETSCHWEILER's Vorgang).

Hybridität

Bei seiner Erklärung der Bastardverhältnisse stützt NÄGELI sich auf die Experimente von KOELREUTER und GÄRTNER. Die Verschiedenheit der Resultate, die man durch künstliche Bastardierung erhielt, und die Verschiedenheit der Gesetze, die man daraus ableitete, führt er darauf zurück, dass man bald mit Subspecies, bald mit wirklichen Species experimentierte.

Fest steht seines Erachtens:

- 1^{ens} Bastardbefruchtung findet nur zwischen nahe verwandten Arten (oder Arten des gleichen Genus, wenn man den Genusbegriff nicht auf die Urspecies reduciert) statt. (Sexuelle Affinität nach GÄRTNER).
- 2^{ens} Die Bastarde halten eine Mittelbildung, die jedoch in den Reproductionsorganen dem Vater, in den Nutritionsorganen der Mutter näher kommt. Ausserdem modificiert gewöhnlich eine der Stammarten die hybride Pflanze mehr zu ihren Gunsten, uebt einen „typischen Einfluss“ (GÄRTNER).
- 3^{ens} Bastardbefruchtungen sind nur möglich, wenn der eigene Pollen von der Narbe ganz ausgeschlossen ist.
- 4^{ens} Die Bastarde sind unfruchtbar, oder wenn sie es nicht sind, so sterben sie nach einigen Generationen aus oder kehren zu einer der erzeugenden Species zurück.

Wie wissen jetzt, dass keiner dieser Sätze zutrifft. Mehrere bigenerische Bastarde sind, sogar in wildem Zustande, ich erinnere nur an die *Nigritella-Gymnadenia*-Bastarde, bekannt. Dass der Vater mehr die Reproductionsorgane, die Mutter mehr die Nutritionsorgane beeinflussen würde, ist ein Märchen. Auch wenn eigener Pollen neben fremdem auf die Narbe gelangt, ist Bastardierung nicht ausgeschlossen und Bastarde brauchen keineswegs auszusterben, auch dann nicht, wenn sie unfruchtbar sind, und niemals kehren sie, soweit sie fruchtbar sind, notwendigerweise zu einer der Stammarten zurück.

Aus obigen Gesetzen aber, die NÄGELI für nachgewiesen hielt, leitet er für die natürlichen Bastarde folgende Bedingungen ab:

- 1) Sie müssen eine intermediäre Bildung zeigen ¹⁾.

¹⁾ An Bastard-Spaltungsprodukte wurde damals natürlich noch gar nicht gedacht.

- 2) Die Eltern müssen auf derselben Lokalität sich finden.
- 3) die Hybriden müssen in verhältnismässig geringer Anzahl vorhanden sein.
- 4) die Stammarten müssen zu gleicher Zeit blühen.
- 5) die Staubgefässe müssen in einer derselben abortieren (Es ist sonderbar, dass NÄGELI nicht daran gedacht hat, dass starke Proterogynie oder Protandrie eben so gut Narben ohne eigenen Pollen liefert).
- 6) Es sind nur Bastarde zwischen Species, nicht zwischen Subspecies anzunehmen.

Letzteres, weil ein constantes Abortieren der Staubgefässe — wie es besonders bei vielen Compositen vorkommt — eher der Species als einer einzelnen Subspecies eigen ist, aber zumal weil Bastardierung zwischen zwei Subspecies — d. h. nach NÄGELI's Auffassung — zwischen zwei Modificationen der gleichen Species eben nichts anderes hervorbringen kann, als die äusseren Umstände auch ohne solche Bastardierung hervorbringen können; findet dabei doch gar keine Bastardierung zwischen zwei Species statt. Für die systematische Botanik können demnach, sagt NÄGELI, die Bastarde zwischen Subspecies nur den Wert von Varietäten, oder in einigen Fällen von Subspecies haben. Auch dürfte es schwer, wenn nicht unmöglich sein, jedesmal zu bestimmen, ob eine solche Form ihr Dasein einer mittlern Lokalität, oder wirklich hybrider Befruchtung verdanke. NÄGELI wendet sich dann gegen die in damaliger Zeit aufkommende Auffassung, dass viele „Zwischenformen“ hybridogen sind. In seiner Bestreitung ist er dabei nicht glücklich, indem er sich darauf beschränkt, zwei Formen zu nennen, die man für Bastarde erklärt hat und die seiner Anschauung nach nur Standortmodificationen, höchstens also Subspecies sind. Die eine ist *Inula semiamplexicaulis* REUTER, welche MONNARD, und zwar ganz richtig, als den Bastard von *Inula salicina* L. \times *I. Vaillantii* VILL. erkannte ¹⁾ und *Digitalis media* ROTH, die (ebenfalls richtig) für den Bastard von *Dig. grandiflora* LAM. \times *D. lutea* L. erklärt worden war, dies aber, nach NÄGELI nicht sein kann, weil am Uto bei Zürich wohl *D. grandiflora* und *media* wachsen, *D. lutea* aber nicht vorkommt. ²⁾

¹⁾ Exemplare im Herb. Helveticum in Zürich machen es sogar sehr wahrscheinlich, dass dieser Bastard in der Natur spaltet.

²⁾ *D. lutea* kommt seit den 1820er Jahren bis heute am Uto bei Zürich vor und wurde laut Aufzeichnung von OSWALD HEER 1841 von C. NÄGELI dort selber gefunden. Dass letzterer das Vorkommen der Pflanze am Uto in Abrede stellt, ist mir unverständlich. Dr. E. Baumann, Zürich, (Zusatz bei d. Korrektur).

Hinsichtlich der Benennung meint NÄGELI, dass man die Bastarde von den natürlichen Species und Subspecies zumal darum unterscheiden muss, weil sie nicht eigentlich einen Teil der organischen Entwicklung des Pflanzenreichs ausmachen, sondern gleichsam nur fruchtlose Versuche der Natur sind, um sich mit ihren jetzigen Kräften zu neuen spezifischen Typen zu erheben.

Sie dürfen daher weder mit Species noch mit Subspecies zusammengestellt werden, da die Genesis dieser eine wesentlich verschiedene ist.

Nach diesen theoretischen Vorbetrachtungen folgt nun deren Anwendung auf die Systematik der Cirsien.

Species und Subspecies bei Cirsien

Um die Species zu unterscheiden, gibt es nach NÄGELI ausser Kulturversuchen besonders zwei Kriterien:

1. dass die Species sich ohne Uebergänge (hybride ausgenommen) gemischt auf der gleichen Lokalität finden.
2. dass subspezifische Uebergänge zwischen denselben ueberhaupt fehlen.

Kulturversuche sind, wie NÄGELI betont, mit *Cirsium* noch nicht genügend gemacht worden, aber der Umstand, dass *C. heterophyllum*, *C. spinosissimum* und *C. rivulare*, die in der Natur nicht tiefer als 4000 — 3000' (in unserer Gegend) steigen, leicht in der Ebene cultiviert werden können, scheint ihm zu beweisen (sic!), dass sie je ihre Repräsentanten oder subspezifischen Formen der gleichen Species auch in der Ebene haben.

Ausgehend von diesen Betrachtungen teilt NÄGELI nun die Cirsien in der Schweiz in 6 Urspecies ein; welche er mit Genus-Namen aufführt, wie er auf S. 7 befürwortet hat:

Urspecies I *Cephalonoplos* mit der Subspecies: *C. arvense* L.

II <i>Xanthopon</i>	„ den „	<i>C. oleraceum</i> L., <i>C. Thomasii</i> NÄG., <i>C. spinosissimum</i> L., <i>C. Candolleanum</i> NÄG. <i>C. Erisithales</i> L.
---------------------	---------	---

III <i>Microcentron</i>	„ „ „	<i>C. acaule</i> L.; <i>C. medium</i> All.; <i>C. bulbosum</i> ¹⁾
-------------------------	-------	--

¹⁾ Nach der jetzigen Nomenclatur = *C. tuberosum* (L.) All.

DC, *C. ramosum* NÄG.,
C. Heerianum NÄG., *C.*
rivulare JACQ., *C. elat-*
tum NÄG., *C. ambi-*
guum ALL., *C. alpestre*
 NÄG., *C. heterophyllum*
 L.

IV *Pterocaulon* mit der Subspecies: *C. palustre* L.

V *Epitrachys* „ den „ *C. lanceolatum* L., *C.*
lanigerum.

VI *Eriolepis* „ „ „ *C. eriophorum* L., *C.*
spathulatum MORETTI.

Nach NÄGELI's Meinung sind also alle binominal benannten Formen, seine Subspecies nur Modificationen der echten Arten oder Urspecies. Zum Vergleich mit der jetzigen Auffassung habe ich diejenigen seiner Subspecies, welche jetzt als gute Arten gelten, cursiv drucken lassen.

Dass die sechs, von NÄGELI aufgestellten Urspecies echte Species sind, folgt daraus, dass sie sich mit einander auf der gleichen Lokalität befinden [z.B. *C. palustre* (*Pterocaulon*) und *C. rivulare* (*Microcentron*) oder *C. lanceolatum* (*Epitrachys*) und *C. eriophorum* **Eriolepis*), oder *C. heterophyllum* (*Microcentron*) und *C. spinosissimum* (*Xanthopon*)] und dass subspezifische Mittelformen absolut fehlen. Diese Umstände sind nach ihm so ueberzeugend, dass an der specifischen Verschiedenheit einer Urspecies „kein Zweifel übrig bleibt.“

Bastarde gibt es aber zwischen seinen Urspecies wohl und zwar erzeugen „alle schweizerischen Species von *Cirsium*, ausgenommen *Eriolepis*, Bastarde mit einer oder mehreren der übrigen“. Da nun nach NÄGELI die Bastarde allmählich zu den Eltern zurückschlagen, d.h. je länger je weniger Differenzen von diesen oder von einem von diesen aufweisen, sieht man, wie schwierig es sein muss, und tatsächlich ist, zwischen Bastardproducten und Varietäten (Uebergangsformen) zu unterscheiden und wie subjectiv dadurch wieder die Artunterscheidung wird. Ohne Experimente ist eben Niemand im Stande, zu sagen, welcher Art der Ursprung einer bestimmten Form ist, ob diese hybridogen ist oder nicht.

NÄGELI aber war, wie gesagt, ueberzeugt, dass es nur Bastarde, keine Uebergangsformen zwischen seinen Urspecies gab. Es blieb nun, sagt er, noch zu untersuchen uebrig, ob diese noch in Species geteilt werden

können oder nicht. Seine Urspecies Microcentron: Diese besteht aus den Unterarten: *C. acaule* L.; *medium* ALL., *bulbosum* DC., *ramosum* NÄG., *Heerianum* NÄG., *rivulare* JACQ., *elatum* NÄG., *ambiguum* ALL., *alpestre* NÄGELI¹⁾, *heterophyllum* L., während die Haupttypen dieser Urspecies sind: *C. acaule*, *bulbosum*²⁾, *rivulare* und *heterophyllum*, welche nebenbei gesagt, sämtlich (*bulbosum* jetzt als *tuberosum* bezeichnet) von den jetzigen Systematikern als gute Arten betrachtet werden. NÄGELI aber meint, dass diese vier nur zu einer Species gehören und zwar aus folgenden Gründen:

1) Nie hat er zwei dieser Formen wirklich auf der gleichen Lokalität gesehen. Der Uebergang von *C. acaule* zu einer der drei übrigen Subspecies fand immer auf folgende Art statt. *C. acaule* bedeckt die trockenen und rauhen Bergabhänge; *C. rivulare* steht in den fetten und feuchten Wiesen des Tales. Zwischen diesen beiden Lokalitäten zieht sich ein schmales Band hin, wo dieselben zusammenstossen und sich vermengen, wo die Wiese trockner und unfruchtbarer, die Weide feuchter und fetter wird. Auf dieser Lokalität, die oft nicht breiter als sechs Fuss ist, stehen *C. acaule* und *C. rivulare* neben einander, aber das letztere steigt nicht in die Weide, das erstere nicht in die ebene Wiese. Dies ist der seltnere Fall; häufiger finden sich auf diesem mittlern Standorte neben einigen Exemplaren von *C. acaule* und *C. rivulare* eine grössere Menge von *C. Heerianum*³⁾, welches den Uebergang zwischen beiden bildet. Ganz auf gleiche Weise habe ich in Zermatt *Cisium heterophyllum* in *C. acaule* durch *C. alpestre*¹⁾, und in Zürich *C. bulbosum* in *C. acaule* durch *C. medium* uebergehen sehen.

Zu bemerken ist, dass *C. alpestre* ganz sicher und *C. Heerianum* und *C. medium* aller Wahrscheinlichkeit nach (NÄGELI's Original-exempl. von diesen sah ich nicht) Bastarde zwischen den Arten sind, zwischen welchen NÄGELI sie als Uebergänge betrachtet. Wie sehr man sich in der Wertschätzung von Segreganten von Bastarden irren kann, geht am besten daraus hervor, dass NÄGELI Formen, welche er 1838 als *C. bulbosum* var. *ramosum* betrachtete, später (1866) als T. z. Segreganten von

¹⁾ *C. alpestre* NÄGELI = *C. acaule* × *heterophyllum*.

²⁾ *C. bulbosum* v. *ramosum* NÄGELI 1838 = verschiedene Formen von *C. bulbosum* × *palustre* + versch. Formen von *C. bulbosum* + *oleraceum* NÄGELI 1866.

³⁾ *C. Heerianum* NÄG. = *C. acaule* × *rivulare*.

C. bulbosum \times *palustre*, z. T. aber auch als *C. bulbosum* \times *oleraceum* erkannte. Es ist dies um so interessanter, da NÄGELI behauptet (p. 11 (l. c.)), dass subspezifische Mittelformen (Modificationen) zwischen seinen Urspecies absolut fehlen, und nach ihm p. 6 (l. c.), die Grenze zwischen Varietäten und Subspecies willkürlich ist.

Nun betrachtete er aber 1838, wie er 1866 erkannte, doch Derivate der Kreuzung *C. bulbosum* \times *palustre* sowohl wie von *C. bulbosum* \times *oleraceum* als eine Varietät von *C. bulbosum* u. *C. bulbosum* var. *ramosum*; d.h. als Mittelformen zwischen *C. bulbosum* (seine Urspecies Microcentron) einerseits und *C. palustre* (seine Urspecies *Pterocaulon*) und *C. oleraceum* (seine Urspecies *C. Xanthopon*) anderseits.

2) Die Uebergänge zwischen *acaule* und jeder der drei anderen Subspecies (jetzt allgemein als Species betrachtet) wird so unmerklich, dass es fast unmöglich ist, irgend eine Grenze zu ziehen. Die individuellen und varietätlichen Formen reihen sich so aneinander, dass, wenn man von *C. acaule* ausgeht, und allmählich die schwächsten Differenzen hinzufügt, man durch eine ununterbrochene Folge auf der einen Seite zu *bulbosum* DC. und *C. ramosum* NÄG. auf der andern zu *C. rivulare* JACQ. und *C. elatum* NÄG., auf der dritten Seite endlich zu *C. heterophyllum* L. und *C. ambiguum* gelangt.

Dass alle diese „Uebergangsformen“ blos Spaltungsprodukte von Bastarden sind, ist jetzt ganz klar; 1838 konnte NÄGELI das aber natürlich nicht wissen¹⁾.

3) Die intermediären Formen zwischen diesen verschiedenen Subspecies können nicht hybrid sein. Denn ich habe *C. bulbosum* und *C. medium* ohne *acaule*, *C. medium* und *acaule* ohne *bulbosum*, *C. medium* ohne *acaule* und *bulbosum*, *C. acaule* mit *C. Heerianum* und *C. acaule* mit *C. alpestre* sehr weit von *C. rivulare* und *C. heterophyllum* gefunden. So traf ich *C. Heerianum* und *acaule* wenigstens $1\frac{1}{2}$ Stunden entfernt, nachdem *C. rivulare* in der Vallée de Joux ganz aufgehört hatte. Die Lokalität des *C. acaule* wurde feuchter und fruchtbarer und erzeugte *C. Heerianum*, sie wurde es aber nicht genug, um es ganz in *C. rivulare* zu verwandeln. Das Gleiche beobachtete ich an *C. medium* und *alpestre*.

Nachdem MURR seine bekannte Arbeit ueber Waisen- und Halbwai-

¹⁾ Wir werden später, bei Betrachtung der *Primula*-Bastarde die Ansichten NÄGELI's kennen lernen, nachdem er (1891) von MENDEL's Arbeiten Kenntnis genommen hatte.

sen, d.h. das Vorkommen von Bastarden an Orten, wo jetzt beide oder eins von beiden Eltern fehlen, geschrieben hat, braucht uns das gar nicht zu wundern, sogar NÄGELI selber sollte es nicht gewundert haben, sagt er doch selber (p. 24 f.c.), dass es dafür 3 Möglichkeiten gibt: 1) wenn der Pollen durch Insekten oder den Wind fortgetragen wird, 2) wenn der Same, welcher aus einer hybriden Befruchtung entsprungen ist, fortgetragen wird, 3) wenn eine oder beide der Stammarten zu Grunde gehen, ja er gibt sogar (l.c. p. 26) einen Fall an, wo er *C. heterophyllum* \times *C. spinosissimum* ohne *C. spinosissimum* antraf. Alles dieses erklärt er aber, wie wir sehen werden, z. T. als äusserst unwahrscheinlich, z. T. auf Grund geringer Entfernung des fehlenden Elters. 4) Die Staubgefässe abortieren gleich häufig bei *C. acaule*, *C. rivulare*, *bulbosum* und *heterophyllum*. Dieser die Bildung von Bastarden offenbar fördernde Umstand deutet nach ihm auch darauf hin, dass diese alle bloß Subspecies einer Art sind, da sonst der Abort wohl nicht gleich häufig stattfinden würde.

Es ist demnach kein Zweifel, dass NÄGELI Formen, welche man jetzt allgemein als Species betrachtet, für Modificationen (seine Subspecies) hypothetischer Urspecies gehalten hat und dass er Bastardspaltungsproducte zwischen diesen Subspecies (jetzt Species) ebenfalls als Modificationen aufgefasst hat, und er die Umwandlung der einen Subspecies in die andere erklärt. Zwar gibt er auch die Existenz von Bastarden zwischen seinen Urspecies zu, diese gehen aber als widernatürliche Producte bald zu Grunde. Zwar ist die Species modificierbar; sie bildet, je nach den verschiedenen Umständen, verschiedene Subspecies, ihre Constitution, ihr Genotypus, wie wir jetzt sagen würden, ist aber immutabel.

1838 war NÄGELI demnach ein gemässigter Lamarckist: äussere Umstände können zwar Dauermodificationen (seine Subspecies), nicht aber Species bilden, auch können die Species wohl Bastarde bilden, aber diese sterben entweder aus, oder kehren zu einem elterlichen Typus zurück, *die Natur ist gezwungen, in den specifischen Grenzen zu bleiben, die sie sich einmal gezogen hat.*

DIE SPECIES SELBER IST CONSTANT.

Hybridität bei Cirsium

Alle schweizerischen Species (Urspecies) von *Cirsium*, ausgenommen *C. Eriolepsis* (= *C. eriophorum*) erzeugen Bastarde mit einer oder mehreren der Uebrigen.

Sogar diese Ausnahme gilt nicht mehr, denn *C. eriophorum* (Urspecies: *Eriolepis*) bastardiert mit *C. lanceolatum* (Urspecies: *Epitrachys*, wie aus folgendem Bastarde *C. eriophorum* \times *lanceolatum* im Herbarium Helveticum in Zürich hervorgeht:

Am Weg unter den Häusern van LARET unter den Eltern, Samnaun *Rhaetia* 9 Sept. 1886 c. 1730 M. ü. M. leg. A. JENAL (2 Bogen); unter COMPATSCH, Samnaun 6. VIII. 1908 leg Dr. SULGER BUEL.

Daraus gehen folgende hybride Species (sic) hervor: 1) *C. Xanthopocephalonoplos*, 2) *C. Xanthopho-Microcentron*, 3) *C. Xanthopo-Pterocaulon*, 4) *C. Pterocaulo-Microcentron*, 5) *C. Epitrachyo-Pterocaulon*, wozu jetzt hinzukommt 6) *C. Epitrachyo-Eriolepis*.

Die Subspecies der verschiedenen Arten bilden durch Befruchtung eine grössere oder kleinere Zahl von Hybridensubspecies. Diese verschiedenen Subspecies können nur eine einzige Art ausmachen, denn sie sind von einander nur durch veränderliche Charactere verschieden.

NÄGELI versucht dann die Gesetze, die er oben für natürliche Bastarde überhaupt entwickelt hat, auf die Cirsien-Hybriden anzuwenden.

1) *Die hybriden Pflanzen müssen sich bei den Stammarten finden.*

Zwar gibt er folgende theoretisch mögliche Ausnahmen zu:

- 1) wenn der Pollen durch Insekten oder den Wind fortgetragen wird;
- 2) wenn der Same, welcher aus einer hybriden Befruchtung entsprungen ist, fortgetragen wird;
- 3) wenn eine oder beide der Stammarten zu Grunde gehen.

Er bemerkt aber, dass dies alles sehr unwahrscheinlich ist:

- ad 1) wenn der Pollen fortgetragen wird, so kann er auf die Narbe einer Subspecies gelangen, die einer andern Lokalität entspricht. A und B sind zwei Urspecies, die unter den äussern Verhältnissen — c, als Ac und Bc erscheinen. Unter den Verhältnissen c' verändern sie sich in Ac' und Bc'. Wenn nun der Pollen von Ac auf die Narbe von Bc' kommt, so kann er, wenn Bc' keinen Pollen hat, hybride Befruchtung bewirken. Er kann dies aber höchstwahrscheinlich nur, wenn auch der Pollen von Ac' ausgeschlossen bleibt. Denn wie die Individuen von Ac unter einander eine grössere Affinität haben, als Ac und Ac', so hat auch Ac zu Bc und Ac' zu Bc' eine grössere Affinität als Ac zu Bc' und Ac' zu Bc; d.h. gleichartige Subspecies verschiedener Arten sind geschlechtlich einander näher verwandt als ungleichartige. *C. bulbosum* und *C. palustre paniculatum* bewohnen denselben Standort, ebenso

ihrerseits *C. rivulare* und *C. palustre glomeratum*. In diesem Falle würde also die Befruchtung von *C. rivulare* durch *C. palustre paniculatum* unmöglich gemacht durch den Pollen von *C. palustre glomeratum*.

Natürlich ist dies alles Hypothese und stützt sich in letzter Instanz auf die irrige Auffassung GAERTNER's, dass gleichartiger Pollen, wenn anwesend eo ipso hybride Befruchtung unmöglich macht. Jeder, dem einmal das Unglück passiert ist, etwaseigenen Pollen durch unvorsichtige Castration bei einem Kreuzungsversuch auf die Narbe der Mutterpflanze zu bringen, weiss, wie aus einer so gebildeten Samenkapsel sowohl nicht-hybride, wie hybride Pflanzen aufgehen können.

ad 2) Der zweite Fall nämlich, dass der Same durch den Wind fortgetragen wird, möchte noch häufiger sein. Aber dann werden gewiss auch Samen von einer der beiden Stammeltern zu verschiedenen Zeiten fortgetragen, und der hybride Samen wird nicht wohl auf eine Lokalität kommen, wo die Samen der Eltern nicht hinkommen, er wird auch nicht irgendwo gedeihen, wo diese nicht gedeihen können.

ad 3) Der dritte Fall, dass ein Bastard seine Eltern überlebe, ist der unwahrscheinlichste. Denn 1) haben die natürlichen Species gewiss mehr Chancen der Existenz als die Hybriden; *eben weil sie in Folge einer natürlichen Entwicklung entstanden sind, diese aber ihr Dasein einer widernatürlichen oder wenigstens unnatürlichen Verbindung verdanken*.

2) Weil die Bastarde nach einigen Generationen oder nach der längern Dauer desselben Individuums zu einer der erzeugenden Species zurückkehren.

Dass dies nicht der Fall zu sein braucht und dass der Bastard und seine Spaltungsproducte recht gut die Eltern überleben und ersetzen kann, geht aus der Existenz der schon erwähnten Waisen und Halbweisen hervor; ein schönes Beispiel eines daraufhinauslaufenden Falles verdanke ich der mündlichen Mitteilung des Herrn Dr. E. BAUMANN in Zürich. Bekanntlich bastardiert *Orchis latifolia* in ganz West-Europa gerne mit *O. incarnata* und man findet so viele Spaltungsprodukte dieser hybriden Verbindung bei einander, dass sie oft an Zahl die der Eltern weit ueberwiegen. In der Schweiz ist nun diese Bastardierung so weit vorgeschritten, dass es fast selten noch reine *O. lati-*

folia gibt und sie auch *O. incarnata* schon zu verdrängen anfängt.

Auch NÄGELI hat wenigstens einen *Cirsium*-Bastard *C. spinosissimum-heteroptyllum* bei Zermatt ohne *C. spinosissimum* gefunden (l.c. p. 26), aber diese beginnt 200—300 Fuss höher.

2) *Die Bastarde sind in geringer relativer Anzahl vorhanden.*

Das rührt nach NÄGELI erstens von der Schwierigkeit der hybriden Befruchtung, zweitens von dem Rückschlage zu den Eltern oder von dem baldigen aussterbenden Bastarde her.

Aus seiner Tabelle geht aber hervor, dass z. B. *C. oleraceo-rivulare* bei JOUX 1 mal auf 10 Ex. der Vaterart und 1 mal auf 10 Ex. der Mutterart vorkommt, was nun nicht so sehr selten ist. Ueberdies fand SCHRÖTER 1892 z. B. *Cirsium acaule* \times *oleraceum* „In Menge“ auf den Mähdern am Scholberg bei St. Antönien und sagt THELUNG von *C. heteroptyllum* \times *spinosissimum* „oft häufiger als die Stammarten, einer unserer häufigsten *Cirsium*-Bastarde. Samen hochprocentig (70 %) keimfähig.“ BUSER sagt von *C. palustre* \times *rivulare* „Tourbière d'Einsiedeln „par troupes dans les prés humides“, so dass spärliches Vorkommen keineswegs charakteristisch für Bastarde ist.

3) *Der Pollen abortiert in einer der erzeugenden Species.*

Das scheint in der Tat bei *Cirsien* viel vorzukommen und fördert natürlich Bastardierung, deutet ueberdies auf die Bastardnatur der sogenannten erzeugenden Species selber hin.

4) *Der Bastard hat eine mittlere Bildung*, die in den Reproductionsorganen sich mehr dem Vater, in den Vegetationsorganen mehr der Mutter nähert.

Dieses „Gesetz“, welches von GÄRTNER aufgestellt wurde, ist, wie wir jetzt wissen, falsch; dass NÄGELI es in vielen Fällen bestätigt fand, war wohl eine Folge unabsichtlicher Auswahl unter den vielen Spaltungsproducten der *Cirsien*-Bastarde, welche in der Natur vorkommen, von deren Existenz er natürlich — so lange vor MENDEL — keine Ahnung hatte. Seine lange Reihe von Beispielen zur Erhärtung dieses Gesetzes ist denn auch ganz wertlos geworden.

Es hat noch dem Gesagten keinen Zweck, NÄGELI in seiner Beschreibung der Urspecies, Subspecies und Bastarde zu folgen; wichtiger ist es hier, die Bastarde von *Cirsien* aufzuführen, welche ich im Herbarium Helveticum der E. T. H. zu Zürich antraf, da daraus klar hervorgeht, wie häufig Bastardierung in diesem Genus in der Natur stattfindet. Da

öfters von verschiedenen Sammlern in verschiedenen Jahren, nicht selten auch am selbem Fundorte gesammelt wurde, sieht man daraus gleichzeitig, wie regelmässig in vielen Fällen die Bastardierung geschieht, oder wenigstens Spaltungsproducte davon erscheinen, resp. sich erhalten, denn dass die *Cirsien*-Bastarde spalten, ist nach Einsicht des Herbars ueber jeden Zweifel erhaben.

Ich traf denn im Herb. Helvetic. in Zürich an:

1. *Cirsium acaule* × *Erisithales*.

Rochers devant l'auberge de la Faucille, Jura français, leg. REUTER anno? von v. TAVEL determinirt als *C. acaule* × *Erisithales*, recedens ad *C. acaule*, mit einer Zeichnung der Nervatur der beiden Stammarten und Beischrift seiner Hand: „Man achte bei diesem *Cirsium*, das FAVRAT als *C. acaule* × *Erisithales* deutet, ausser auf die weichen Hüllschuppen, welche einen deutlichen Kiel besitzen und hier vielleicht etwas klebrig sind, namentlich auf die Nervation der Blattfiedern. Bei *acaule* tritt in diese nur 1 Nerv. ein, beim Bastard dagegen 2, bei den Exempl. von KÄSER gar 3; unter den Eltern am Piz Urezza ob Compatsch, Val Samnaun, Rhaetia 1 Aug. 1899 c. 2060 M. leg. F. KÄSER.

2. *Cirsium acaule* × *heterophyllum*.

sub nomine *C. alpestre* NÄG. a) *minus*, Zermatt, anno? leg. NÄGELI; b) *majus* Zermatt Aug. 1839 leg. C. NÄGELI; Zermatt 1861 leg. BRÜGGER; Prairies à Saas im Grund (Valais) 1880 leg. P. CHENEVARD; Davos 1873 leg. Dr. HUGUENIN; Davos im untern Teil des Sertigtales, unterhalb Clavadel, in den Wiesen nicht selten, bei ca 1600 M. *inter parentes*, 7. Sept. 1901 leg. F. v. TAVEL; Davos-Platz, Wiesen 14 Sept. 1895 leg. E. FISCH; Anarosa am Piz Beverin (Graubünden), bei der Hütte von Crapp, Aug. 1869 leg. BRÜGGER. Alle diese Exemplare neigen dem *C. acaule* zu; hingegen stehen die Exempl. St. Moritz, 28.8.1898 leg. Frl v. GUGELBERG und St. Moritz, Aug. 1875 leg. EGGLER, entschieden dem *C. heterophyllum* weit näher, während diejenigen von St. Moritz 1868 leg. BRÜGGER ungefähr die Mitte zwischen den Stammarten halten und die von Ponte (Oberengadin) 29 VII. 1886 leg. FAVRAT, wiederum dem *C. acaule* zuneigen.

3. *Cirsium acaule* × *oleraceum*.

Am Hüttensee, anno? leg. HEER (5 Bogen, alle an der *oleraceum*-Seite); beim Teufenbach am Fuss des Schnabels, Albiskette (Zürich) 11 Sept. 1879 leg. HEGETSCHWEILER (3 Bogen, mehr nach der *acutis*-Seite), während die beiden folgenden: Aeugstertal (am Albis), nicht selten, Zürich 16 Aug. 1880 leg. HEGETSCHWEILER und Langnau, anno? leg. NÄGELI, mehr die Mitte zwischen den Eltern halten; beim letztern hat denn auch NÄGELI „medium“ geschrieben. Stark nach der Seite des *oleraceum* neigt aber wieder das Ex. vom Rehtobel 22.VII.1888 leg. LOHBAUER und auch das Ex. daselbst im selbigen Jahre von WILCZEK gesammelt, sowie auch die Ex. von Realp Juli anno? leg. E. RUHOFF, während hingegen 1 Ex. von Lägern ob

Baden anno? leg. HUGUENIN und eines von Benken, Ct. Zürich 1855 leg. SCHALCH mit Beischrift: „Blüten rötlich“ mehr intermediär sind. Die Mitte halten ebenfalls die Ex. von St. Sulpice bei Morges (Ct Waadt) 1877 leg. FAVRAT; les Pierrettes bei Lausanne 1873 leg. FAVRAT, während Ex. vom selben Standorte, wie letztere dort 1878 gesammelt, mehr nach *acaule* hinneigen, einige sich selbst dieser „Art“ stark nähern. Intermediär ist dann wieder das Ex. von Corcelles, sur le Iorat, Ct. de Vaud 1882 leg. CRUCHET; vielleicht etwas mehr nach *acaulis* hin neigt: Maraçon bei Palézieux Ct. Waadt 10.VIII.1890 leg. L. FAVRAT; viel mehr *oleraceum* — ähnlich ist: Vauderens Ct. Freiburg 1883 leg. FAVRAT, während das Ex. zwischen Trubschachen u. Trub, am Bach, Aug. 1885 leg. DUTOIT und jene von Kallnach und Siselen 5 Sept. 1878 leg. v. RÜTTE wieder mehr intermediär sind. Ich werde nun weiter den Habitus der Ex. nicht mehr verzeichnen ausser in sehr prägnanten Fällen. Liestal (Ct Basel) 1874 leg. EGGLEER; Sissach 21. VIII.1869 leg. Dr. FRIES (sehr *oleraceum*-ähnlich); Sommerau neben der Landstrasse 4.IX.1869 leg. FRIES; Sommerau bei Basel 1867 leg. FRIES; bei Unter-Ramstein, Baselbiet 1897 leg. M. RIKLI (intermediär) *ibid.* 1897; Langenbruck, Baselland 1899 leg. W. BERNOULLI (sehr *acaulis*-ähnlich, ein anderes Ex. intermediär); Kräheckhof bei Langenbruck, Baselland 740 M. Aug. 1900 leg. W. BERNOULLI; Prairie humide à Beauveau sur Yvorne (Vaud) 4 août 1879 leg. SANDOZ; häufig bei Diablerets *inter parentes*, 1920 leg. SCHRÖTER; *ibid.* 1920 leg. SCHRÖTER; am Weg von Sepey nach Comballaz, *inter parentes*, 1920 leg. SCHRÖTER; Les Plans ob Bex, anno 1865, leg. Favrat; sous le Sex percé au Moeveran, Alpes de Bex 1865 leg. L. FAVRAT; aux Mosses bei Ormonds dessus Juill. 1894 leg. JACCARD; Ct. Fribourg: hinter Alp Coudry am Vanil noir 1891 leg. APPEL. Zwischen Im Fang u. Jaun 11 Aug. 1891 leg. SCHRÖTER u. WILCZEK; Abläntschen 1891 leg. SCHRÖTER (*acaulis* mit mehr *oleraceum*-ähnlichen Blättern) auf 3 Bogen; Waldrand bei Kandersteg 1922 leg. SCHRÖTER; Wengen ob Lauterbrunnen, Berner Oberland, 1889 leg. FAVRAT (*acaulis*, mit *oleraceum*-artigen Blättern und anscheinend gelben Blüten); Habkern (Berner-Alpen 1856 leg. A. ZIEGLER; Am Pilatus, am Weg bald über dem Brunni-Wirtshaus 1880 leg. JÄGGI (intermediär und mehr *acaulis*-artige Ex.); Pilatus (Weg nach Hergiswil, oberhalb der Sennweide, 2 Stocke rechts am Wege, intermediär) 1880 leg. SCHRÖTER; Wiesen hinter der Kirche im Melchthal (Obwalden) 27 Aug. 1866 leg. BRÜGGER (sehr *acaulis*-artig); Einiedeln *inter parentes* 1875 leg. EGGLEER (1 Ex. intermediär mit *acaulis*-Blättern und 1 mit mehr nach *oleraceum* hinneigenden Blättern); Geissboden bei Zug 1857 leg. STERNBERG (intermediär, mit mehr *oleraceum*-ähnlichen Blättern); ob Marchmatt (intermediär aber Blätter noch mehr *oleraceum*-ähnlich) 1879 leg. BERNOULLI; aus Samen von *C. decoloratum* = (*C. acaule* × *oleraceum*) gezogen: Rückbildung zu *C. acaule* 3ter Jahrgang Sissach 1867 leg. FRIES (3 Ex. die Aehnlichkeit mit *C. acaule* nicht sehr gross); aus Samen von *C. decoloratum* (= *C. acaule* × *oleraceum*) gezogen, 3 Jahrg. 30.VIII.1867 leg. FRIES, Rückgang nach *C. oleraceum* (letzterem sehr ähnlich); Eggberg ob St. Antönien, Prätigau 1892 leg. SCHRÖTER (*acaule*-artig); Aschariner Alp, St. Antönien 17.VIII.1892 leg. C. SCHRÖTER;

ibid. Aug. **1892** leg. SCHRÖTER (das eine Ex. viel mehr *acaule*-, das andere viel mehr *oleraceum*-artig); ibid. 11 Sept. **1892**, häufig! leg. SCHRÖTER (Exempl. mit fast ganzrandigen Blättern!); in Menge auf den Mähdern am Stollberg bei St. Antönien 20 Aug. **1892** leg. SCHRÖTER; Partnuner Mähder ob St. Antonien, Prätigau, zu Dutzenden fleckenweise bei einander 2000 M. 2 Sept. **1892** (sehr *acaulis*-artig) zumal das Ex. *superacaulis*, das sogar gar keinen Stengel hat; ibid. 11 Sept. **1892** (intermediär); bei St. Antönien **1840** leg. v. SALIS (nach *oleraceum* hinneigend, aber die beiden Exempl. sehr verschieden!); Inner-Arosa 15 Aug. **1916** leg. THELLUNG; Parpan am Weg zum Joch 31.VIII.**1873** leg. LEHMANN; unter Chur, am linken Plessur-Ufer **1841** leg. v. SALIS (nach *oleraceum* hinneigend); oberhalb Seewis leg. HEER anno (nach *acaulis* zu); Wiesen am Churberg in Valzeina 13 Sept. **1866** 4500' leg. BRÜGGER; Alveneu **1841** leg. v. SALIS (Blätter wenig eingeschnitten); bei Saas-Prätigau **1831** leg. v. SALIS; Klosters Aug. **1872** leg. HUGUENIN (2 Bogen); Gebüsch a. d. Albula **1899** leg. ?; Zermatt **1895** leg. F. O. WOLF; Val d'Illicz, Bas-Valais 9. Sept. **1866** leg. FAVRAT.

Das Resultat ist demnach, dass in der Schweiz alle denkbare Combinationen zwischen *Cirsium acaule* und *C. oleraceum* vorkommen, welche zweifellos durch Spaltung dieses, wie aus den von FRIES aus ihm gezogenen Spaltungsproducten hervorgeht, fruchtbaren Bastardes hervorgegangen sind. Es würde dieser Bastard, durch die vielen Merkmale, in welchen die Eltern von einander verschieden sind, ein vorzügliches Material für Experimente bilden.

4. *Cirsium acaule* × *palustre*.

Entre Coinsins et Genolier, août, anno? leg. RAPIN.

5. *Cirsium acaule* × *rivulare*.

Kalkalpen (Westschweiz): Pâturages des Mosses, Alpes d'Aigle 1400 M. **1883** leg. JACCARD; ibid. **1885** leg. A. MERMOD; ibid. **1886** leg. *ipse*; ibid. **1891** leg. *ipse*; ibid. **1884** leg. *ipse*; ibid. **1893** leg. H. JACCARD (mit andern Blättern); ibid. **1891** leg. MERMOD (mit ganz andern Blättern); ibid. **1886** leg. MERMOD; Ormonts in den Waadtländer Alpen **1885** leg. MERMOD; **Jura:** Vallée de Joux ex herb. REGEL, anno?; ibid., leg. C. NÄGELI **1838**(?).

6. *Cirsium acaule* × *spinosissimum*.

Kalkalpen: Bovonnaz leg. C. NÄGELI **1838**(?); Rigi-First **1876** leg. ALIOTH; Rigi Rothstock **1862** leg. O. HEER (sehr verschieden von den vorigen); Palfries **1895** leg. HANHARDT, teste v. TAVEL (wieder sehr verschieden); **Rheingebiet:** Bei Parpan **1861** leg. HUGUENIN; Churwalden **1876** leg. HUGUENIN; Albulastrasse ob Ponte **1869** leg. HUGUENIN; ibid. **1869** leg. HUGUENIN (fast stengellose Ex. und solche mit Stengel); **Inn- und Po-Gebiet:** St. Moritzer Alpen **1834** leg. v. SALIS, teste HUGUENIN; Heutal (Berninagebiet) **1906** leg. SCHRÖTER (sehr stark nach *acaule* neigend); Guif plan b. Buffalora (Ofenberg) **1904** leg. HEGI u. BRUNIES; Zwischen Compatsch u. Loreth, Val Samnaun, Rhaetia, leg. F. KÄSER (*forma fissibracteatum*);

ibid. 1887 leg. F. KÄSER (ebenfalls als *fissibracteatum* bezeichnet, hat aber ganz andere Blätter). Diese Form wird von AMBERG auch für den Pilatus ob der Laubalshütte angegeben.

Es ist kein Zweifel daran möglich, dass auch dieser Bastard spaltet.

7. *Cirsium acaule* × *tuberosum* (syn. *bulbosum*).

Am Zürichberg bei Zürich, 1884 leg. JÄGGI; ibid. anno? leg. SIEGFRIED (viel weniger *acaule*-artig wie vorige, 1 Ex. aber wie vorige); im Rehtobel auf der Excursion mit den Lehrern 1884 leg. JÄGGI (fast *acaule*); ibid. 1886 leg. SIEGFRIED (ungefähr wie die ersten Exemplare); ibid. 1876 leg. SIEGFRIED (mit langem Stengel und ein Ex. fast ganz wie *tuberosum* ausschend, bei welchem v. TAVEL schrieb: „In dieser Pflanze vermag ich an Hand von NÄGELI's Monographie nichts von *C. acaule* zu finden, ausser etwa der Kahlheit der Blätter; sie würde darnach zu *C. ramosum* NÄG. l.c. p. 73 = *bulbosum forma* bei KOCH (p. 745) gehören. Nun erklärt aber NÄGELI selber in den Sitzgsber. d. Akad. z. München 1866 I Bd. p. 217, da eine solche Form nur da vorkomme, wo auch *C. bulbosum* × *palustre* und *C. bulbosum* × *oleraceum* wachse, so müsse er sie als Form betrachten, die von einem dieser beiden Bastarde herstamme und die letzte Stufe der Rückkehr zur Hauptart darstelle. In diesem Falle dürfte es sich wohl um *C. bulbosum* × *palustre* handeln“ (2 Ex.); ibid. 1876 (ein vom vorigen etwas abweichendes Exemp. leg. JÄGGI, das aber auch stark nach *bulbosum* hinneigt); Stöktobel, Zürich 1872 leg. HUGUENIN (2 Bogen).

Albisgebiet: Albis, Ct. Zürich, leg. E. RAMBERT 1863; Fallätsche am Uto 1916 leg. WALO KOCH; Baldern 1876 leg. JÄGGI (mit stark verzweigtem Stengel); à l'Uetliberg 1862 leg. E. RAMBERT; Uetliberg, leg. HEER, anno? (viel mehr nach *acaulis* hin), Uetliberg, leg. NÄGELI 1838(?) (1 Ex. mit kurzem, unverzweigtem, 1 mit langem verzweigtem Stengel); ob den Friesenhof fl. carnei 1841 leg. NÄGELI; Albisrieden 1842 leg. ? ex. herb. REGEL; Uetliberg 1848 ex. herb. FAVRAT, leg. MURET.

Molasse: *recedens* ad *C. bulbosum*, Etzwiese 1854 leg. MURET; ibid. *recedens* ad *C. acaule*, 1854 leg. MURET; und 1 Ex. leg. unleserlich, noch mehr nach *acaule* hin.

Basel, Schaffhausen: An der Diessenhofer Landstrasse beim Schaaren Fl. Scaphus. anno? leg. SCHALCH (nach *acaule* hin); Jura. Hasenmatt, Solothurner Jura, anno? ex herb. FAVRAT (nach *acaule* hin); Imkermättli, Botzberg gegen Kästhal 1898 leg. (?), *inter parentes* (nach *acaule* hin).

Hier auch liegt zweifellos ein spaltender Bastard vor.

8. *Cirsium arvense* × *oleraceum*.

Uto: am Felsensteig der Südabdachung ganz nahe der Höhe, neben 3—4 Ex. von *C. arvense* u. 5—6 Stöcken von *C. oleraceum*, zwei Ex. des Bastardes, 1861 leg. HUGUENIN; Uto 1838 leg. C. NÄGELI; Meilen (Ct. Zürich) *forma recedens ad olerac.*, anno? leg. HUGUENIN; Zürichberg, Spätsommer 1888 leg. O. BUSER.

NORD-ZÜRICH: Winterthur: Lindberg 1883 (Ast von einem 3 Meter hohen

Exempl.) leg. H. SIEGFRIED (nach *arvense* hinneigend); *ibid.* 1883. Nordalpen: Roche, leg. MURET 1854; près d'un moulin à Bou Ct. Fribourg, 1843 (mehr nach *oleraceum* hin).

Auch dieser Bastard spaltet offenbar.

9. *Cirsium arvense* × *palustre*.

Winterthur, Eschenberg, 1885 Blüthen purpurroth / leg. H. SIEGFRIED (5 Bogen). Hiezu hat v. TAVEL geschrieben: „Ist meiner Ansicht nach nur *C. arvense*. Von einer Beimischung von *C. palustre* finde ich nichts; dazu ist auch der Pappus im Verhältnis zur Corolle zu lang.“

Woher stammen dann aber die purpurroten Blüten?

10. *Cirsium eriophorum* × *lanceolatum*.

Am Weg unter dem Häusern von Laret, unter den Eltern, Samnaun Rhaetia 1886 c. 1730 M. leg. A. JENAL (2 Bogen); unter Compatsch (Samnaun) 6.VIII.1908 leg. Dr. SULGER BUEL.

11. *Cirsium Erisithales* × *heterophyllum*.

Entre Sins et Suort, près du chemin en compagnie des parents. 1863 leg. J. MURET; Suort, Unterengadin 1863 leg. J. MURET.

12. *Cirsium Erisithales* × *oleraceum*.

„Lag ohne Etiquette unter *C. Erisithales* × *palustre* aus dem Bot. Garten Zürich, dürfte zu den Ex. aus dem Val Assino, leg. HEER gehören. v. TAVEL“; sub nomine: *C. Candolleianum* NÄGELI. Val Ass(in)o in der Nähe von Banni, an einem Bache leg. O. HEER, anno?

13. *Cirsium Erisithales* × *palustre* und × *oleraceum*.

Tarasp im Unterengadin 1883, misit Dr. KILLIAS; *Culta* ex hb. REGEL; *ibid.* leg. O. HEER. In diesem Umschlag auch *C. Erisithales* × (*oleraceum* × *palustre*) cf. NÄGELI in Sitzber. d. Akad. d. Wiss. in München 1866 I Bd. p. 226, ebenfalls aus dem Bot. Garten in Zürich.

14. *Cirsium Erisithales* × *pannonicum*.

Sub. nom. *Carduus tenuiflorus* Gaud. Corne di Canzo leg. THOMAS anno? Von v. TAVEL als obengenannter Bastard *forma subpannonicum* determinirt; au pied du Monte Resegono, entre Maluago et Costa, 640 M. cum parentibus 1888 leg. Dr. ED. CORNAZ; Corni di Canzo am Comersee (Abstieg gegen Val Madrera) 1882 leg. C. SCHRÖTER.

15. *Cirsium heterophyllum* × *lanceolatum*.

Blos ein Umschlag vorhanden, Pflanze fehlt.

16. *Cirsium heterophyllum* × *oleraceum* = *C. affine* TAUSCH.

Centralgebiet, Wallis: Prairies d'Ulrichen à Oberwald (Ht Valais) 1884 leg. JACCARD; zwischen Oberwald u. Obergestelen 1882 leg. L. FAVRAT; *ibid.* 1878 leg. FAVRAT; *ibid.* 1881 leg. ipse; *ibid.* 1881 leg. ipse (5 Bogen); *ibid.* 1875 (*recedens ad oleraceum*); *ibid.* 1874 leg. ipse (*forma superheterophyllum*); *ibid.* 1881 leg. ipse; *ibid.* 1875 leg. ipse (*recedens ad heterophyllum*); *ibid.* 1882 leg. ipse; *ibid.* 1895 leg. I. I. LINDER.

Rheingebiet: St. Antönien in lichten Fichtenwald am Abhang des Küh-

nihorn, oberhalb Aschuel ca. 1700 M. 1891 leg. SCHRÖTER; *ibid.* 1893 leg. SCHRÖTER; Partnuner Mähder, Südhang in einem kleinen Tobel (Tal) St. Antönien (Graubünden) 1800 M. 1892 leg. SCHRÖTER; Wiese unter Bergtünenstein, neben den Eltern, anno 1909 leg. ? det. BAUMANN 1918; *Ein Exempl. bei* Canicül, Val Avers Kt. Graubünden 1500 M. 1900 leg. SCHRÖTER; *cultivirt* im Garten FAVRAT's in Lausanne Juli—Sept. 1877 (6 Bogen, wohl einem Ex. angehörend, und 3 Bogen, wohl einem andern, etwas verschiedenen Exempl. entnommen).

Sicher spaltender Bastard.

17. *Cirsium heterophyllum* × *palustre*.

Sub. nom. *Cnicus Corvini* Tho, *Cirsium purpureum* All. Hospital St. Gotthard leg. THOMAS anno? (2 Ex.). Hierzu hat v. TAVEL geschrieben: „NÄGELI deutet in den „Cirsien der Schweiz“ p. 145 diese Formen als *C. heterophyllum* × *spinosissimum* und nennt sie: d) *integrius*. Im Herb. helvetic. lag die eine Pflanze unter *C. heterophyllum* × *palustre*, auf wessen Autorität ist mir fraglich. Diese Auffassung ist viel ansprechender als die NÄGELI'sche, denn von *C. spinosissimum* haben diese Pflanzen doch nichts an sich, von *palustre* aber u. A. die Behaarung auf der Blattoberseite.“

18. *Cirsium heterophyllum* × *spinosissimum*.

Wallis: sub nomine *Cirsium Corvini* Koch = *C. heteroph.* × *spinos.* 1895 leg. F. O. WOLF, Zermatt mit Beischrift in dessen Handschrift: „Zum ersten Male habe ich die Genugthuung, den seltensten Burschen aufgegaßelt zu haben.“ Aus dem folgenden geht aber hervor, dass dieser Bastard gar nicht selten ist. Münster i. Oberwallis 1884 leg. FAVRAT (2 Bogen); *ibid.* Aug. 1873 (*f. recedens ad heterophyllum*) leg. LAGGER; *ibid.* 1872 leg. LAGGER; *ibid.* Aug. 1873 leg. ipse (4 Bogen); Furka leg. O. HEER anno? (2 Bogen); Rheingebiet: ex BRAUN-BLANQUET Flora Rhaetica exsiccata no. 494 × *Cirsium hastatum* (Lam.) Thell. in Viertelj. Nat. Ges. Zür. LV (1910) p. 276 = *C. purpureum* All. = *C. autareticum* (Vill.) Mutel = *C. Hallerianum* Gaudin = *C. Cervini* (Thom.) Koch = *C. heterophyllum* × *spinosissimum*, Peilertal bei Vals, teils in zwei Schluchten nördlich von „Teischera“ ca. 1860 M. (in Menge), teils (vereinzelt) in Peilerwald, 1500—1650 M. oft häufiger als die Stammarten 5. u. 8. VIII. 1921 leg. A. THELLUNG; einer unserer häufigsten Cirsienbastarde. Samen hochprozentig (70%) keimfähig; zwischen alte Säge und Schwenditobel bei Arosa leg. THELLUNG 1916; bei Arosa sub nomine: *Cirsium controversum*? *β. albidum* DC. 1839 leg. U. A. v. SALIS (dieser mit stark stengelumfassenden Blättern); Eckberg oberhalb St. Antönien, Prätigau, inter parentes 1893 leg. SCHRÖTER; Val Avers, Rhaetia, beim Fall des Kirchenbaches b. Cresta 3. Juli 1884 leg. F. KÄSER; im Fichtenwald unterhalb Campsut in Avers. ca. 1600 M. 1900 leg. SCHRÖTER; Avers Juli 1887 leg. E. RUHOFF; Rheinwald 1838 leg. v. SALIS (*ad heterophyllum recedens*); Hinterrhein, anno? leg. O. HEER; Hinterrhein, montée du St. Bernhardin, anno? leg. MURET; Rheinwald, am rechten Rheinufer hinter dem Dorf Hinterrhein (an der alten St. Bernhardiner Strasse nahe bei der Brücke im Droos-Gebüsch 5000 Fuss ü. M. 1869 leg. BRÜGGER; auf einer Alp bei Nufenen Ct. Graubünden (im Rheinwald) Aug.

1830 leg. SCHALCH in Gesellschaft von Pfarrer FELIX (stark nach *spinosissimum* hinneigend); unterhalb Cresta im Oberengadin **1886** (4 Bogen) leg. FAVRAT; St. Moritz Aug. **1844** leg. U. A. v. SALIS; Fimberthal (Paznaun) zwischen Ischgl u. d. Sinser Alp, 6000 Fuss, nahe der Schweizergrenze 8 Aug. **1868** leg. BRÜGGER; **Url**: Reussufer Andermatt-Hospenthal ca 10 Ex. Aug. **1877** leg. LEHMANN (3 Bogen). Zumdorf im Userntal Aug. 6. **1854** leg. J. MURET; Urserntal zwischen Realp u. Zumdorf Juli **1849** leg. G. BERNOULLI; Urserntal 14.VIII. **1872** leg. FAVRAT (2 Bogen).

Also zweifellos ein spaltender Bastard.

19. *Cirsium lanceolatum* × *oleraceum*.

Winterthur: Am östlichen Ufer des Eisweihers ueber dem Rosenberg c. 460 M. 13.8. **1883** leg. SIEGFRIED; auf einer Wiese bei St. Antönien, Graubünden 22 Aug. **1892** 1400 M. leg. C. SCHRÖTER (2 Bogen).

20. *Cirsium lanceolatum* × *palustre*.

Ubi? leg. A. KÖLLIKER, anno?; Käferhölzli b. Zürich **1866** leg. HUGUENIN.

21. *Cirsium oleraceum* × *palustre*.

Zürichberg: Waldweg zwischen Degenried u. Dolder **1922** leg. BAUMANN; Rehtobel unterhalb Rehalp **1901** leg. SCHRÖTER; Zürichberg, nordwestlicher Teil des vordern Rehtobels ca. 525 M. **1883** leg. SIEGFRIED; im Stöckentobel bei Zürich inter parentes **1971** leg. JÄGGI mit HUGUENIN (neigt zu *palustre*); Eierbrecht **1875** leg. LEHMANN; sub. nom. *C. oleraceo-palustre recedens ad palustre* Burghölzli **1872** leg. Dr. HUGUENIN mit Beischrift von dessen Hand: „**1870, 71 u. 72** beobachtet: **1870 u. 71** typische Mittelform, **1872 aus dem Stock ausschlag der nämlichen Pflanze**, VORLIEGENDES STÜCK, WELCHES ZU PALUSTRE ZURÜCKSCHLÄGT“ (3 Bogen); am Hüttensee anno? leg. O. HEER; am Uetli Juni **1861** leg. C. HAUSSKNECHT; Fuss des Uto, linkes Sihlufer, gegen die Backsteinfabrik **1876** leg. LEHMANN (etwas mehr nach der Seite des *C. palustre*, während die Exemplare von HEER intermediär sind); **Amt**: Heischer Allmend, Ct. Zürich, 27 Juli **1882** leg. HEGETSCHWEILER 2 Bogen (intermediär); *ibid.* leg. ipse **1882**. Caulis 2 m. altus, simplex, superne ramosus et polycephalus 2 Bogen (mehr nach *oleraceum* hinneigend). **Glattal**: Unterwetziker Ried **1893** leg. SCHRÖTER in vielen Ex. jedes Jahr in allen Abstufungen von rot bis weiss blühend bei der Gerberei Dübendorf **1896** leg. Fr. MEISTER; Torfwiesen vor Affoltern b. Zürich **1920** leg. E. SULGER BUEL; Sumpfwiesen an der Strasse zw. Affoltern u. d. Katzenssee **1862** leg. BRÜGGER. **NordZürich**: Mit den Stammarten und mit *C. lanceolatum* u. *C. arvense*, Winterthur beim Walkeweiher 21.8. **1881** leg. H. SIEGFRIED (mehr nach *palustre* hin); *ibid.* **1885** leg. H. SIEGFRIED. **Molasse**: *recedens ad oleraceum*. Allaman anno? leg. Dr. RAPIN; zahlreich mit Rückkreuzungen auf dem grossen Moos bei Murten **1892** leg. SCHRÖTER (4 Bogen); beim Kurhaus Gurnigel, Kt. Bern **1878** leg. Dr. DUTOIT; Radelingen: fossés au bord des routes **1880** leg. de RUTRÉ; Lac de Lopsigen „entre les parents“ 9 août **1880**, fleurs rougeâtres-jaunâtres, style rouge-

clair leg. de RUTÉ; Ct. St. Gallen: Steinerriet ausser Schännis 1919 leg. WALO KOCH; **Basel, Schaffhausen**: Im Walde zwischen Eberfingen u. Unterhallau leg. SCHALCH 1866; Schaarenwiese 1894 leg. VOGLER; *ibid.* 1894 leg. ipse (eine ganz andere Form, mehr nach *palustre* hin); auf der Schaarenwiese anno? leg. SCHALCH; zwischen Hemmishofen u. Bibern in einer Sumpfwiese, 13 Juli 1835 leg. SCHALCH; **Juratal**: Genf 1850 leg. MÜLLER-ARG.; (stark nach der Seite des *palustre*); Bassin de l'Orbe, Ct. de Vaud 1884 leg. FAVRAT; Orbe, rive droite de l'Orbe en face de la Colonie (weit mehr nach *oleraceum* hinneigend) 1888. leg. J. MOEHRLEN; entre Cornaux et Choillon Ct. de Neuchâtel 1848 leg. JEANJAQUET. **Kalkalpen (Westschweiz)**: Montpreveyres bei Oron Ct. Waadt 1879 leg. CRUCHET; Comballaz aux Ormonts, Ct. de Vaud 1884 leg. A. MERMOD; Ardenaz 1884 leg. FAVRAT; au lac de Châtel-St.-Dénys Ct. de Fribourg, 1889 leg. FAVRAT; **Kalkalpen (Innerschweiz)**: *forma integrifolium* Escholzmann 1866 leg. BRÜGGER, teste HUGUENIN; Bramegg (Entlibuch) Ct. Luzern 1866 leg. BRÜGGER; am Ausgange des Melchthals, hinter Sarnen (Obwalden) 2500 Fuss *inter parentes*, leg. BRÜGGER 1866; zwischen Brunnen u. Vitznau, Nordseite des Vierwaldstättersee, Kt. Schwyz 1901 leg. SCHRÖTER; neben den Stammarten an der Gotthardstrasse bei Schattdorf (Ct. Uri) in Sumpfwiesen 1961 leg. BRÜGGER; Torfmoor b. Rothenturm (Ct. Schwyz) 1867 leg. BRÜGGER; zwischen Wollerau u. Schindellegi 1838 leg. A. KÖLLIKER; ubi? leg. v. SALIS 1832 (*flores albae*) det. v. TAVEL; Mendrisii (*in sylva inter innumer. C. palustris specimine haec unica stirps*) 1838 leg. U. A. v. SALIS; *culta* Jardin Wolf à Sion (Valais) 1884 leg. FAVRAT; aus dem Bot. Garten Zürich anno? leg. O. HEER.

Einsiedeln: auf dem Schnabelberge 1890 leg. JÄGGI (mit rötlichen Blüten) Bennau auf feuchten Wiesen 1886 leg. JÄGGI; zwischen Biberbrücke u. Einsiedeln in Wiesen an der Strasse (ebenfalls im Torfmoor v. Einsiedeln) 1878 leg. R. BUSER; ein Stock *inter parentes* auf d. Einsiedler Moor im „Schachen“ 1910 leg. SCHRÖTER; Einsiedeln *inter parentes* 1875 leg. EGGLER; *ibid.* 1877 leg. JÄGGI; *ibid.* 1838 leg. C. NAEGELI.

Kalkalpen (Ostschweiz): Am Chausséeegraben bei der Sargansermühle, anno? leg. v. SALIS; ubi? anno? leg. O. HEER; Naefels 1849 leg. O. HEER; Engi Boden anno? leg. O. HEER. AMBERG gibt diesen Bastard auch für den Pilatus: Alpnach, Vollenloch bis Mühlemäs an.

Zweifellospaltet der Bastard.

22. *Cirsium oleraceum* × *rivulare*.

Basel, Schaffhausen: Schaarenweise 1851 leg. SCHALCH, teste WALO KOCH; Binningerried 1895 leg. SURB; Thainingen anno? leg. SCHALCH (neigt nach *rivulare* hin). **Orbe**: 1887 leg. FAVRAT (intermediär). **Jura**: Val de Joux 1891 leg. FAVRAT; Vallée du Lac de Joux anno? leg. THOMAS mit Beischrift von v. TAVEL; „Ist *C. oleraceum* × *rivulare*, die gleiche Pflanze, welche THOMAS auch als *C. subalpinum* versandt hat. (Vergl. NÄGELI *Cirsien der Schweiz*, p. 132).“ Einige dieser Pflanzen von THOMAS haben eingeschnittene Blätter, andere nicht, erstere nennt THOMAS *integrifolia*; vallée de Joux 1839 leg. NÄGELI. **Jurathal**: Boveresse, val de Travers, Neuchâtel 1872 leg. MURET;

La Brévine **1872** leg. FAVRAT; marais des Ponts, *inter parentes* leg. JEAN-JAQUET **1848**; Renan **1853** leg. MURET. **Kalkalpen (Ostschweiz)**: beim Schwendisee ob Wildhaus 1148 m. *inter parentes copiose* **1889** leg. SCHRÖTER; **Einsiedeln**: Sumpfwiese bei Altmatt (nach *oleraceum* hinneigend); bei Rothenthurm **1892** leg. SCHRÖTER; *ibid.* **1867** (mehr nach *rivulare* hin) leg. BRÜGGER; Bennau **1884** leg. JÄGGI; *ibid.*, **1886** leg. JÄGGI; *ibid.* **1890** leg. SCHRÖTER; Tourbière d'Einsiedeln, assez répandu et **souvent plus nombreux que les parents** leg. R. BUSER **1879**; *inter parentes* *ibid.* leg. EGGLER **1875**; *ibid.* **1861** leg. BRÜGGER; *ibid.* **1860** leg. HEER; *ibid.* **1900** leg. SCHRÖTER; Studen (*var. integrifolio-salisburgense*) leg. C. NÄGELI ex herb. REGEL; *ibid.* C. NÄGELI **1838** (mit ganzrandigen Blättern). **Kalkalpen (Westschweiz)**: La Comballaz, Alpes d'Aigle **1884** leg. JACCARD; Ormonts, anno **1884** leg. A. MERMOD (3 Bogen, nach *rivulare* hinneigend); Comballaz bei Ormonds-dessous et Château d'Oex, Ct. de Vaud **1883** leg. FAVRAT; La Lécherette entre Ormonds-dessous et Château d'Oex, Ct. de Vaud **1883** leg. FAVRAT; Sierne au cuir **1885** leg. FAVRAT; Abläntschen im Jauntal Ct. Bern, leg. SCHRÖTER et WILCZEK **1891**.

Zweifellos spaltender Bastard.

23. *Cirsium oleraceum* × *spinosissimum*.

Molasse: Aux Frachis, pente ouest de Bovonnaz, Alpes de Bex **1874** leg. J. MURET; sub nomine: *C. Thomassii* NÄG. a. *foliosum*, Bovonnaz. anno? leg. NÄGELI.

Centralgebiet, Wallis: „Beim Keller“, entrée du Gerenthal 31 Juli **1884** leg. JACCARD; Churwalden **1876** leg. HUGUENIN (nach *spinosissimum* mehr hinneigend); Alp Zadrain am Vilan oberh. Seewis (mit involucrem *v. oleraceum*) Sept. **1867** leg. HEER; ob Partnun Staffel St. Antonien (Prätigau) ca. 1800 m. **1891** leg. A. LOHBAUER; Nufenen leg. O. HEER anno? (*stark* nach *spinosissimum* hinneigend); bei Bormio **1835** leg. v. SALIS (nicht blühend, unsicher). AMBERG gibt diesen Bastard für den Pilatus bei Aemsigenalp an.

24. *Cirsium oleraceum* × *tuberosum* = *C. pallens* D.C. = *C. Braunii* SCHULTZ.

Zürichberg: Sumpfwiesen im Rehtobel ca. 520 m. 15.7. **1883** leg. H. SIEGFRIED (*stark* nach *tuberosum* zu); *ibid.* Juli **1876** leg. JÄGGI mit SIEGFRIED (dieselbe Form); Eierbrecht **1875** leg. LEHMANN; Stöketobel **1872** leg. Prof. HUGUENIN; Turici, *inter parentes* **1884** leg. JÄGGI (viel mehr nach *oleraceum* hin). **Albis-Gebiet**: Feuchte Wiesen an der Luzerner Bahn zwischen der Station Bonstetten u. Wetschwil Ct. Zürich (nur 1 Stock) **1864** leg. BRÜGGER; am Hüttensee Aug. anno? leg. SCHALCH (intermediär); Baldern gegen Stallikon **1876** leg. JÄGGI; Sumpfwiesen beim Kolbenhof am Uetliberg leg. Prof. TREADWELL **1889**; beim Sonnenzeit gegen den Uto **1838** leg. A. KÖLLIKER (*forma C. oleraceo-ramosum* Naeg. (*Cirsien* der Schweiz p. 126 det. v. TAVEL; *ibid.* **1838** (?) leg. NÄGELI, *ibid.* anno? leg. HEER; *ibid.* **1894** leg. FISCH; Herdern bei Zürich **1920** leg. E. SULGER BUEL, teste THELLUNG (zusammen mit einem Stücke reinem *tuberosum*); Wiedikon — Zürich **1849**

leg. MURET; im Sihlfeld, *inter parentes*, 1878 leg. JÄGGI (sub nom. *C. oleraceum* × *lanceolatum*. Zu diesen Exempl. hat v. TAVEL geschrieben: = *C. bulbosum* × *oleraceum*, *recedens ad oleraceum*, von *C. lanceolatum* ist nicht die Spur zu bemerken; JÄGGI's Bestimmung stützt sich wahrscheinlich auf die von M. SCHULZE bei Neuholdensleben gesammelten und so bestimmten Exempl. NÄGELI führt in KOCH *C. oleraceum* × *lanceolatum* Schultz als synonym mit *C. bulbosum* × *oleraceum* an; Heuried b. Zürich 1976 leg. JÄGGI mit SIEGFRIED); Albisrieden 1887 leg. E. RUHOFF; MOLASSE: Prés marécageux entre Kallnach et Siselen 1874 (retour au *C. oleraceum*) leg. de RUTTE; sub nom. *C. subalpinum* Gaud. près Lucerne leg. THOMAS anno? wozu v. TAVEL schrieb: „vielleicht *bulbosum* × *oleraceum*, Stengeläste einköpfig, B. unterseits arachnoidea-tomentosa, wenigstens z. T.“; SCHAFFHAUSEN: Schaarenwiese anno? leg. SCHALCH; ibid. 1894 leg. VÖGLER. Ebenfalls ein spaltender Bastard.

25. *Cirsium palustre* × *rivulare*.

BASEL, SCHAFFHAUSEN: Thainger Riet anno? leg. SCHALCH, teste WALO KOCH; sub nom. *palustre-tricephalodes* auf Sumpfwiesen bei Schaffhausen, leg. SCHALCH anno? von WALO KOCH als obiger Bastard bestimmt. EINSIEDELN 1886 leg. JÄGGI (stark nach *palustre* hinneigend); Tourbière d'Einsiedeln, **par troupes dans les prés humides** 1875 leg. R. BUSER; ibid. 1879, **par troupes, avec les parents et souvent plus nombreux que ceux-ci** leg. R. BUSER; ibid. 1875 leg. EGGLER, *recurrens ad palustre*, det. Huguenin; ibid. 1884 leg. JÄGGI (intermediär); ibid. 1860 leg. HEER (mehr nach *palustre* hin); ibid. 1861 leg. BRÜGGER; Schachen 1872 leg. MURET; Studen 1858 leg. NÄGELI (intermediär); NORDALPEN: les Mosses 1879 leg. JACCARD (das eine der beiden Ex. neigt nach *rivulare* hin); La Lecherette zwischen Ormonds — dessous und Château d'Oex 1857 leg. J. MURET; Comballaz 1884 leg. MERMOD sub nom. *C. subalpinum* (stark nach *rivulare* hin) JURA: Vallée de l'oux 1839, *recedens ad rivulare* leg. NÄGELI; La Brevine 1853 leg. MURET; Chaux de Fonds 1862 leg. FAVRAT (1 Ex. stark nach *rivulare* hin, 1 mehr nach *palustre*); Les Eplatures 1861 leg. FAVRAT; Marais d'Orbe 1895 leg. MOEHRLEN (sehr stark zu *palustre* hinneigend); ibid. 1884 leg. MOEHRLEN (mehr nach *rivulare* hin); ibid. 1886 leg. FAVRAT; ibid. 1884 (stark nach *rivulare* hin) leg. FAVRAT.

Offenbar spaltet auch dieser Bastard.

26. *Cirsium palustre* × *spinosissimum*.

La Pierreuse, Alpes de Château d'Oex 1856 leg. LERESCHE; Churwalden 1876 leg. HUGUENIN; beide Ex. wenig verschieden. AMBERG gibt diesen Bastard auch für den Pilatus bei Aemsigenalp an.

27. *Cirsium palustre* × *tuberosum*.

Im Rehtobel am Zürichberg 1883 leg. JÄGGI; ibid. 1878 leg. SIEGFRIED (nach *tuberosum* hinneigend); ibid. 1875 leg. SIEGFRIED (noch mehr *tuberosum*-ähnlich); ibid. 1883 leg. SIEGFRIED (im Habitus mehr *palustre*-ähnlich, die Grösse der Blütenköpfchen aber mehr *tuberosum*-ähnlich); ibid. 1886 leg.

SIEGFRIED (viel *palustre*-ähnlicher); Stöckobel **1872** leg. HUGUENIN; Stöckentobel **1871** leg. JÄGGI; Uetliberg: Auf Bergwiesen am Uto ob dem Friesenberg, leg. JÄGGI **1888**; *ibid.* anno? ex herb. FAVRAT; Gebüsche am Uto **1876** leg. LEHMANN; *ibid.* leg. E. RUHOFF sub nom. *C. semidecurrans* Rchb. = *bulb.* × *palustre* anno?; Rampe de l'Uetliberg au Wiedikon leg. MURET; sub nom. *palustre*! Heuried bei Zürich **1843** ex hb. REGEL; SCHAFFHAUSEN: Auf Sumpfwiesen bei Dörflingen anno? leg. SCHALCH; Scharenwiese anno? leg. Schalch.

Auch dieser Bastard spaltet.

28. *Cirsium rivulare* × *spinosissimum*.

Traversée de la Verde au rocher de Chavegny, Alpes de Rougemont **1863** leg. LERESCHE (2 Bogen, intermediär); La Merzère, Alpes de Rougemont leg. JAQUET **1896** (das eine Ex. etwas mehr nach *spinosissimum*, das andere mehr *rivulare* ähnlich).

Spaltet.

29. *Cirsium rivulare* × *tuberosum*.

SCHAFFHAUSEN: Schaarenwiese, **1848** leg. SCHALCH; bei Pfohren (Baden) **1867** leg. F. BRUNNER (mit kleineren Blütenkörbchen wie voriges Ex.); *Cult.* im Garten **1852** leg. F. BRUNNER (verschieden von den vorigen und viel kräftiger).

30. × *Cirsium tuberosum* (L.) All. var. *ramosum* NÄGELI.

Trichtenhauser Tobel. **1876** leg. LEHMANN (2 Bogen). Hierzu schrieb v. TAVEL: *C. bulbosum* v. *ramosum* NÄGELI. Diese Varietät umfasst nach NÄGELI's späterer Auffassung (Sitzgsber. Akad. z. München 1866 Bd. I p. 217) „eine Reihe von Formen, die von *C. bulbosum* × *palustre* und von *C. bulbosum* × *oleraceum* stammen und die letzte Stufe der Rückkehr zur Hauptart darstellen.“

Es ist diese Form interessant, weil NÄGELI selber zugibt, dass er Bastardderivate für Varietäten gehalten hat.

Wir haben demnach in der Schweiz 13 von den Systematikern als „ARTEN“ anerkannte Cirsien:

C. eriophorum (L.) Scop.; *C. lanceolatum* (L.) Hill.; *C. arvense* (L.) Scop.; *C. palustre* (L.) Scop.; *C. heterophyllum* (L.) Hill.; *C. acaule* (L.) Weber; *C. tuberosum* (L.) All. = *bulbosum* DC.; *C. rivulare* (Jacq.) All.; *C. montanum* (W. u. K.) Sprengl. = *C. tricephalodes* aut. ital., non Lam. und *C. Erisithales* (Jacq.) Scop.; *C. oleraceum* (L.) Scop.; *C. spinosissimum* (L.) Scop.; *C. panicum* (L.) Link.

Und nicht weniger wie 30 BASTARDE mit ihren zahllosen Spaltungsproducten; es ist also eine naheliegende Vermutung, dass die jetzigen Arten auch nichts anderes wie Spaltungsproducte ehemaliger Kreuzung sind. Bei dieser Annahme wird alles von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus betrachtet und brauchen wir nicht die billige Annahme zu machen, dass es constante Urarten gibt, die durch Dauermodification Arten, als welche man sie jetzt betrachtet, oder Subspecies,

wie NÄGELI sie nennt, bilden können, und die weitere Annahme, dass die Bastarde zwischen den Urspecies bloß abortive Versuche der Natur zur Neubildung von Arten sind, (Bastarde zwischen Subspecies einer Urspecies können nach dieser Anschauung, weil die Subspecies bloß Modificationen einer Art sind, nichts neues liefern) welche mislingen und, da sie widernatürlich sind, mislingen müssen, indem sie entweder bald aussterben oder zur Art zurückschlagen.

Es bedarf bei der Auffassung, dass Kreuzung die Ursache der Neubildung von Formen ist, noch Erörterung einiger Punkte.

Erstens: Weshalb findet man in den Herbarien sehr ueberwiegend neben intermediären Formen solche, welche entweder der Mutter- oder der Vaterart sich nähern und viel weniger Formen, welche zwischen diesen intermediären Formen und den den Eltern sich nähernden vermitteln?

Dafür gibt es zwei Gründe: einen irreellen, der darauf beruht, dass der nach Bastarden fahrende Botaniker sein Ziel in erster Linie auf die intermediären Formen richtet, daher öfters die Beischrift „prächtig intermediär“; zweitens, weil die meisten Systematiker noch zu wenig davon durchdrungen sind, dass Species-Bastarde spalten, aber ueberzeugt sind, dass sie sich vielfach mit den Eltern rückkreuzen und sich dadurch diesen nähern. So achten sie dann auch besonders auf solche Formen, welche sich in der Tat diesen nähern und so werden diese denn in einem der Wirklichkeit nicht entsprechenden Procentsatz in den Herbarien vertreten sein.

Es gibt aber auch einen reellen Grund, weshalb in der Natur meistens die Mittelformen und diejenigen, welche sich den Eltern am meisten nähern, die häufigsten sein werden.

Es geht allerdings aus einem Speciesbastard, ob sich dieser nun selbst befruchtet oder ob er mit den Eltern zurückgekreuzt wird, eine ganze Schaar von Formen hervor. Dann setzt aber die Ausmerzung durch die Natur ein, Mittelformen bleiben natürlich, da sie fortwährend durch Bastardirung der Eltern neu entstehen, vorhanden, und von den Spaltungsproducten werden diejenigen, welche sich den Eltern am meisten nähern, am längsten der Ausmerzung widerstehen, eben weil sie ihnen am nächsten stehen und diese z. Zt. am besten den Verhältnissen angepasst sind.

Man soll nicht vergessen, dass falls die Auffassung, dass Kreuzung die Ursache der Bildung neuer Formen ist, das richtige trifft, auch alle

jetzigen „Arten“ Spaltungsproducte ehemaliger Bastardierungen sind, und zwar solche, die durch die jetzt obwaltenden Verhältnisse nicht ausgemerzt sind.

Es sind, dieser Auffassung nach, die jetzigen Arten die ueberlebenden Formen der Spaltungsproducte des riesigen Kreuzungsexperiments, das die Natur fortwährend macht. Dass sie dieses in der Tat macht, zeigen die zahlreichen Spaltungsproducte, welche fortwährend vorhanden sind und gewisse Zeiten lang — wir werden bei *Primula* wieder Beispiele davon sehen — neben einander existieren bleiben. Ueberleben tun davon nicht viele; es hat sich die Formenbildung in der Natur für die jemals obwaltenden Verhältnisse so zu sagen erschöpft. Da sich aber auch die Verhältnisse stets ändern, hat die Natur eben in ihrer stetigen Durchführung der Kreuzung das Mittel bei der Hand, um diesen Aenderungen das Haupt zu bieten, indem sie der Umwelt fortwährend neue Spaltungsproducte zur Auswahl bietet; die Anpassungsmöglichkeit beruht, meiner Anschauung nach, eben auf der fortwährenden Zufuhr solcher Bastardspaltungsproducte. Hört die Kreuzung auf, so erstarrt der Typus und stirbt bei bedeutender Aenderung der äussern Bedingungen aus. Es mag manche ausgestorbene Formeben der Isolation, d.h. dem Aussetzen der Kreuzung zum Opfer gefallen sein. Andererseits aber ist es eben die Isolation, welche, gleichwie in der Domestikation, die Bildung bestimmter, durch Klüfte merkbarer Umfangs getrennte Formen — welche der Systematiker dann Arten nennt — erlaubt; würden alle Glieder einer Spaltung am Leben bleiben, so entstünde ein Wirrarr, in welchem man gar keine Grenzen mehr ziehen könnte.

Die Kreuzung ist als formbildendes Prinzip der erblichen Variabilität oder Mutation eben dadurch weit ueberlegen, dass sie grosse Mengen verschiedener Formen der Selection auf einmal zur Verfügung stellt.

Nach der Mutationstheorie, der am schärfsten gefassten Variabilitätstheorie, braucht es eine lange Prämutationsperiode, um ein einziges Gen an die bereits vorhandenen zuzufügen. Auch abgesehen von dem Umstand, dass dies de facto der generatio aequivoca von Genen das Wort reden heisst, werden dadurch nach langen Zwischenpausen nur Formen in die Natur gesetzt, welche blos in einem Gen von den andern verschieden sind. Diese Formen bastardieren dann, des grossen Uebermasses nicht mutierter Gameten wegen, mit der Mutterform — neue Arten, sagt de VRIES, entstehen als Bastarde — und sollten nach ihm,

eben weil sie Arten sind und Species-Bastarde bilden, nicht spalten, sondern constant sein.

Wir wissen jetzt, dass Species-Bastarde wohl spalten, so dass der Artcharakter solcher Mutations-Bastarde äusserst fraglich ist.

Wer also zwischen der Mutationstheorie und der Kreuzungstheorie wählen will — sogar wenn Mutation durch Neubildung von Genen, die Artbildende Mutation von DE VRIES, bewiesen wäre, was sicher *nicht* der Fall ist, — muss sich fragen:

1^{ens} welches Moment der Artbildung günstiger ist: eine Massenproduction neuer Formen, wie sie durch Kreuzung in vielen Genen verschiedener Formen stattfindet oder eine Kreuzung zwischen Formen, welche nur in einem Gen verschieden sind, wie die Mutationsbastarde.

2^{ens} im Auge behalten, dass die Bildung der Mutations-Bastarde ein unbewiesenes Mutieren, d.h. ein heterozygot-werden homozygoter Organismen voraussetzt, während nach der Kreuzungstheorie Bastarde eben durch Kreuzung entstehen, *denn was der Natur schliesslich zur Auswahl geboten wird, sind nach beiden Theorien Bastarde.*

Es waren Mendel's Versuche, welche eine neue Einsicht in das Evolutionsproblem erlaubten; es ist also interessant zu erfahren, ob und zu welchem Grade diese NÄGELI's Anschauungen beeinflusst haben.

Dies können wir erfahren durch die Einleitung welche NÄGELI 1891 zu der Arbeit von Frl. WIDMER (jetzt Frau Prof. CORRENS) geschrieben hat.

In dieser Einleitung zu E. WIDMER: Die Europäischen Arten der Gattung *Primula*, München, Verlag R. Oldenburg 1891, sagt NÄGELI:

1. *Species, Varietät*

„Diese beiden systematischen Einheiten sind für historische Zeiträume constant. Species ist nichts anderes, als eine weiter entwickelte Varietät, und Varietät eine entstehende Species. An und für sich ist es gleichgültig, ob eine Sippe als Species oder als Varietät betrachtet werde. Mit Rücksicht auf die systematische Gliederung ist es aber wünschbar, dass die Unterscheidung nach gleichen Grundsätzen, also nach einem bestimmten Mass geschehe. Dem Beispiel der besseren und exakten Systematiker folgend, halte ich daran fest, dass Sippen, zwischen denen es keine oder nur hybride Uebergänge gibt, als Species,

solche dagegen, die in einander uebergehen, als Subspecies und Varietäten zu betrachten sind."

Es dürfte schwer sein, sich vorzustellen, wie Varietäten, die ja, nach NÄGELI's eigener Aussage, für historische Zeiträume constant sind, nachweisbar in einander uebergehen können.

Er muss denn auch sofort diese Unterscheidung zwischen Species und Varietäten wieder fallen lassen, und sagt:

„Dieser Unterschied ist nicht anwendbar auf Gattungssektionen, die in einem frühen Entwicklungsstadium begriffen sind, wo noch keine wirklichen Arten durch Unterdrückung der Mittelformen sich herausgebildet haben und doch zu umfassend sind, als dass man sie als eine einheitliche Art betrachten könnte. Dieser Fall kommt z. B. bei *Hieracium*, *Rosa*, *Rubus* vor".

Trotzdem hält er daran fest, „dass es wohl zur Zeit kein anderes sicheres Merkmal für Species einerseits, für Subspecies und Varietät anderseits, d. h. für vollendete und entstehende Species gebe, als das vorhin angegebene" d.h. dass es zwischen Species keine oder nur hybride Uebergänge giebt, während Varietäten durch nicht hybride Uebergänge in einander uebergehen können.

Da aber präsentirt sich gleich die Frage, 'wie man zwischen hybriden und nicht hybriden Uebergängen unterscheiden soll, und dass NÄGELI selber dazu nicht im Stande war, zeigt er bei der Behandlung der Frage, ob zwei Sippen, die in einem Gebiet spezifisch getrennt sind, in einem andern durch nicht hybride Uebergänge verbunden sein können, indem er dabei offenbare Bastardspaltungsproducte von *Primula elatior* × *officinalis* als nicht hybride Uebergänge zwischen diesen beiden betrachtet.

2. Systematische Behandlung der Bastarde

In diesem Kapitel fällt zunächst auf, dass nicht mehr von widernatürlichen oder unnatürlichen Produkten die Rede ist. Auch schreibt er ganz richtig dass ein primärer Bastard in den äusseren (sichtbaren) Merkmalen bald in der Mitte zwischen den beiden Arten steht, bald sich der einen oder der andern derselben nähert; auch sagt er, dass es keinen Unterschied gibt zwischen reziproken Kreuzungen, was mit den damaligen Kenntnissen in Einklang steht.

Weiter weist er nun nach, dass F_1 Bastarde, wenn sie fruchtbar sind,

sich teils unter einander oder mit einer der beiden Stammarten befruchten und dass, wenn sich letzterer Prozess wiederholt, sich die Bastardspaltungsproducte, welche er als sekundäre Bastarde bezeichnet, der Stammart immer mehr nähern.

„In der freien Natur“, so fährt er fort, „kommen ebenfalls Zwischenglieder zwischen zwei verschiedenen Arten vor, von deren Entstehungsweise wir unmittelbar nichts wissen, die wir aber als Bastarde zu betrachten berechtigt sind, weil sie sich in ihren mittleren Merkmalen so verhalten, wie die künstlichen Bastarde, und weil sie nur in Gesellschaft der beiden Stammarten, sowie auch nur in verhältnismässig geringer Zahl vorkommen“.

Diese natürlichen Bastarde, sagt er, stellen sich dem aufmerksamen Beobachter in zweierlei Weise dar.

- a. „Solche, die eine ununterbrochene Reihe zwischen den beiden Stammarten bilden. Das sind die fruchtbaren, *die sich mit den beiden Stammarten* und auch unter einander befruchten und so eine ununterbrochene und gleitende Reihe bilden, welche die beiden Stammarten verbindet, und von deren letzten Gliedern sich oft nicht entscheiden lässt, ob sie noch hybrid sind oder schon der reinen Art angehören.“

Zwei Umstände sollen hier hervorgehoben werden: ¹ens dass NÄGELI offenbar der Rückkreuzung mit den Eltern, einen grösseren Einfluss auf die Entstehung der Uebergangsreihe als der Selbstbefruchtung zuschreibt, was eigentümlich ist, weil aus dem auf der nächsten Seite gesagten hervorgeht, dass er MENDEL's Arbeiten gekannt hat, zweitens dass es offenbar unmöglich sein muss, zwischen einer hybriden und einer nicht-hybriden Uebergangsreihe zu unterscheiden, wenn die erstere so complet ist, als man für eine nicht-hybride nur wünschen könnte.

„Hierher z. B. *P. auricula* × *viscosa* VILL., *P. glutinosa* × *minima*, *P. latifolia* × *viscosa* VILL., *P. acaulis* × *elatior*“.

- b. „Solche, welche meistens nur in einer oder einigen wenigen Formen vorkommen, gleichsam nur als Fragmente der hybriden Reihe; manchmal indes stellen sie eine hybride Reihe dar, die in einiger Entfernung von den beiden Stammarten endigt, so dass die Annäherung und die Uebergänge zu diesen Arten bindenden (gedruckt ist: bildenden) Glieder fehlen. Solche Bastarde sind unfruchtbar, und wir müssen sie somit als primär aus den Stammarten entstanden denken. Sie können sich nur auf vegetativem Wege vermehren, und

man findet daher Rasen, deren Individuen ganz gleich sind. Indem aber die primäre Entstehungsweise fort dauert, können die Bastardformen so mannigfaltig werden, dass sie eine ganze Reihe bilden. Die Endglieder dieser hybriden Reihen zeigen, dass die primären Bastarde sich in ihren sichtbaren Merkmalen sehr einer Stammart nähern können."

Beispiele sind *P. integrifolia* \times *latifolia*, *P. integrifolia* \times *viscosa* VILL. etc.

Dieser Fall ist sehr sonderbar; es liegt natürlich auf der Hand, wenn zwischen zwei angeblichen Arten eine heterogene F_1 Generation entsteht, anzunehmen, dass eine von beiden wenigstens ein Bastard war; weshalb dann aber sämtliche Kreuzungsprodukte steril sein sollen, ist nicht einzusehen. Es war das entweder nicht richtig, die Sterilität war wohl bloß herabgesetzt, oder es liegen noch unbekannte Vorgänge dieser Erscheinung zu Grunde.

Dass NÄGELI nicht einsah, dass eine heterogene F_1 Generation zwischen zwei angeblichen Arten auf Hybridität wenigstens einer derselben beruhen kann, liegt wohl daran, dass er von MENDEL's Arbeit nur den auf *Hieracium* bezüglichen Teil für wichtig hielt. So nennt er auch in seiner Bestreitung der KERNER'schen Meinung, dass es reziprok verschiedene Artbastarde gibt, nur diesen Teil von MENDEL's Arbeit. Wörtlich sagt er von KERNER's Auffassung:

„Diese Theorie steht im Widerspruch mit allen künstlichen Versuchen, die wir GÄRTNER, WICHURA und HILDEBRAND verdanken, welche mehrfach die wechselseitige Befruchtung künstlich vollzogen haben. Dieselben fanden, dass es gleichgültig sei, welche der beiden Stammarten die befruchtende, welche die befruchtete gewesen ist. Das nämliche Resultat ergaben auch die von Abt MENDEL in Brünn gezüchteten hybriden *Hieracien* und die im Münchener bot. Garten spontan aufgehenden *Hieracienbastarde*, bei denen man mit Bestimmtheit auf den Vater und die Mutter schliessen könnte".

Dann äussert sich NÄGELI ueber den Wert der Bastarde folgendermassen:

„Nach den künstlichen Versuchen, besonders von HILDEBRAND (Ueber einige Pflanzenbastardierungen 1889) ergibt sich, dass jedes hybride Product im Vergleich mit anderen hybriden Producten derselben Stammarten nur einen individuellen Wert hat. Wenn die Art A die Art B befruchtet, so entsteht eine Anzahl hybrider Individuen, die

alle unter einander verschieden sind ¹⁾. Wenn dann das Umgekehrte geschieht, und die Art A ihrerseits von der Art B befruchtet wird, so entsteht wieder eine Anzahl von untereinander verschiedenen Individuen. Zwischen der Gesamtheit der Produkte AB besteht kein Unterschied gegenüber der Gesamtheit der Produkte BA, d.h. die wechselseitige Kreuzung ergibt keine ungleichen Resultate".

Daran anschliessend sagt nun NÄGELI, „da die verschiedenen hybriden Pflanzen, die aus der Kreuzung zweier bestimmter Arten A + B entstanden sind, nur individuellen Wert haben, so kann man sie nur als eine Bastardspecies A + B aufführen."

Da fragt es sich nun, was NÄGELI unter individuellem Wert versteht. Dies geht klar hervor aus dem, was er auf S. 2 seiner Einleitung sagt:

„Wollte man alle Formen, die sich sicher erkennen und beschreiben lassen, als Species betrachten, so würden wir sogar individuellen Verschiedenheiten, wie den weissblütigen Formen der *Primula* (*P. viscosa albiflora* etc.) spezifische Bedeutung zuerkennen müssen."

Trotzdem er also MENDEL's Arbeiten kannte, hat NÄGELI deren Bedeutung nicht erkannt; für ihn bleiben die Species constant. In historischer Zeit ist die Kreuzung ausserstande, neue Species zu schaffen, sie schafft nur kleine, individuelle Verschiedenheiten.

Grund davon war wohl dass die *Hieracium*-Bastarde, mit welchen sich NÄGELI eingehend befasste, durch ihre Apogamie Constanz vor-täuschten. Trotzdem bleibt es unerklärlich, dass NÄGELI, der die Spaltung bei *Primula*-Art-Bastarden kannte, deren Uebereinstimmung mit den *Pisum*-Bastarden MENDEL's nicht erkannt hat, um so mehr, als wir wissen, dass er von MENDEL Samen von dessen *Pisum*-Bastarden als Beleg für dessen Resultate erhalten hatte.

Dass *Primula*-Bastarde auch in der Natur sehr häufig sind, wird folgende Uebersicht zeigen.

Von den Europäischen Primeln gibt die WIDMER'sche Monographie folgende Uebersicht:

1. AURICULASTRUM

Incolae montium mediae Europae meridionalisque, excepte *P. Palinuri*.

¹⁾ Dies bezieht sich auf Kreuzungen HILDEBRAND's mit *Oxalis*-Arten der *rubella*-Gruppe vom Kap, die sich stark vegetativ durch Knöllchen vermehren und wohl heterozygot waren.

A. *Luteae*.

- Typ. I. Spec. 1. *P. auricula* L. = *P. lutea* Vill.
 var. *albocincta* = var. *marginata* Kerner.
 var. *nuda*.
 var. *monacensis*.
 var. *Balbisi* Lehm. = v. *ciliata* Koch = *P.*
ciliata Mor.
- Typ. II. Spec. 2. *P. Palinuri* Pet. In promontorio Palinuri
 Italiae.

B. *Purpureae brevibracteatae*.

- Typ. III. Spec. 3. *P. marginata* Curt. = *P. auricula* All = *P. cre-*
nata Lam. = *P. microcalyx* Lehm.
- Typ. IV. Spec. 4. *P. carniolica* Jacq. = *P. integrifolia* Scop. =
P. Freyeri Hladn. = *P. multiceps* Freyer = *P.*
Jellenkianae Freyer.
- Typ. V. Spec. 5. *P. latifolia* Lap. = *P. viscosa* All. pr. p. = *P.*
hirsuta Vill. = *P. graveolens* Hegetschw.
 var. *cynoglossifolia*.
 var. *cuneata*.
- Typ. VI. Spec. 6-11. *Rufiglandulae*.
 Spec. 6. *P. pedemontana* Thom.
 Spec. 7. *P. appenina* Widmer.
 Spec. 8. *P. oenensis* Thom. = *P. donensis* Leyb. = *P.*
stelviana Vulp. = *P. cadinensis* Port. = *P.*
Plantae Brügg.
 var. *Judicariae*.
 Spec. 9. *P. villosa* Jacq.
 var. *norica* Kern.
 subsp. *P. commutata* Schott.
 Spec. 10. *P. cottia* Widm.
 Spec. 11. *P. viscosa* Vill. = *P. hirsuta* All. pr. p. = *P.*
villosa Koch = *P. ciliata* Schrk. = *P. con-*
finis et pallida Schott. = *P. exscapa* Heget-
 schw. = *P. decipiens* Stein.
 var. *angustata*.

- Typ. VII. Spec. 12. *P. Allionii* Loisl.

C. *Purpureae longibracteatae*.

- Typ. VIII. Spec. 13. *P. tirolensis* Schott. = *P. Allioni* Koch.

- Typ. IX. Spec. 14. *P. Kitaibeliana* Schott. = *P. viscosa* W.K.
 Typ. X. Spec. 15. *P. integrifolia* L. = *P. Candolleana* Rchb.
 Typ. XI. Spec. 16-19 *Cartilagineo-marginatae*.
 Spec. 16. *P. Clusiana* Tausch. = *P. integrifolia* L. = *P.*
 • *integrifolia* Jacq. pr. p. = *P. glaucescens*
 Rchb. = *P. spectabilis et ciliata* Koch.
 Spec. 17. *P. Wulfeniana* Schott. = *P. glaucescens et in-*
 tegrifolia Rchb. pr. p.
 Spec. 18. *P. calycina* Duby = *P. glaucescens* Mor. var.
 longobarda Porta.
 Spec. 19. *P. spectabilis* Tratt. = *P. integrifolia* Tsch. =
 P. Polliniana Mor.
 Typ. XII. Spec. 20. *P. minima* L. = *P. Sauteri* Schultz.
 Typ. XIII. Spec. 21. *P. glutinosa* Wulf.
 Typ. XIV. Spec. 22. *P. deorum* Vel.

II. ALEURITIA

I *Legitimae*.A. *Breviflorae*.

- Spec. 1. *P. sibirica* Jacq. = *P. finnmarchica* Jacq. = *P. norve-*
 gica Retz.
 Spec. 2. *P. farinosa* L. = *P. scotica* Hook.
 var. *lepida* Duby. = var. *denudata* Koch.
 var. *exigua* Vel.
 Subsp. *P. stricta* Whltnb. = *P. stricta* Hornem. = *P.*
 Hornemanniana Lehm. pr. p.

B. *Longiflorae*.

- Spec. 3. *P. longiflora* All.

II. *Illegitimae*.

- Spec. 4. *P. frondosa* Janka.

III. PRIMULASTRUM

- Spec. 1. *P. acaulis* L. = *P. veris* γ. *acaulis* L. = *P. vulgaris*
 Huds. = *P. silvestris* Scop. = *P. grandiflora* Lam.
 var. *balearica* Willk. (mit *weissen* Blüten) Balearen.
 var. *Sibthorpianae* Rchb. (mit *rosa* Blüten mit weissem faux)
 bei Byzantium in Thracien.

Spec. 2. *P. elatior* L. = *P. veris* β . *elatior* L. = *P. carpathica* Fuss,
subsp. *intricata* Gr. Godr.

Spec. 3. *P. officinalis* L. = *P. veris* α . *officinalis* L. = *P. veris*
Lehm.

var. *pannonica* Kern. = *P. inflata* Kern.

subsp. *P. Columnae* Ten. = *P. suaveolens* Bert.

var. *Tomasinii*. Gr. Godr.

Corolla *sulfurea*, quinque maculis croceis in fauce notata ¹⁾. In Istriae monte Maggiore et Galliae Pic. de L'Hieris.

Folgende Bastarde werden in derselben Monographie aufgeführt:

I. IN DER SECTION AURICULASTRUM MIT IHREN 22 SPECIES:

1. *P. auricula* \times *carniolica* = *P. venusta* Host.
- ?? 2. „ „ \times *latifolia*.
3. „ „ \times *viscosa* Vill. = *P. pubescens* Jacq.
4. „ „ \times *oenensis* = *P. discolor* Leybold.
- ?? 5. „ „ \times *villosa* = *P. Goebelii* = *P. Kernerii*?
- Künstl. 6. „ „ \times *pedemontana* = *P. Sendtneri* Kerner.
7. „ „ (*Balbisii*) \times *tirolensis* = *P. obovata* Huter.
8. „ „ \times *integrifolia* = *P. Escheri* Brügg.
- ? 9. „ „ \times *Clusiana*.
- ? 10. „ „ \times *Wulfeniana*.
- ? 11. „ „ (*Balbisii*) \times *spectabilis*.
12. *P. latifolia* \times *viscosa* = *P. Berninae* Kerner.
13. „ „ \times *oenensis* = *P. Kolbiana*.
14. „ *integrifolia* \times *latifolia* = *P. Muretiana* Moritzi.
15. „ *oenensis* \times *viscosa* = *P. Seriana* = *P. Plantae* Brügg.
16. „ *integrifolia* \times *viscosa* = *P. Heerii* Brügg.
- ? 17. „ *calycina* \times *viscosa*.
18. „ *minima* \times *viscosa* = *P. Steinii* Obrist.
19. „ „ \times *oenensis* = *P. pumila* Kerner.
20. „ „ \times *villosa* = *P. Sturii* Schott.
21. „ *tirolensis* \times *Wulfeniana* = *P. Venzoi* Hut.
22. „ *minima* \times *tirolensis* = *P. juribella* Sünderm.

¹⁾ Also Farbe der Corolla wie bei *elatior*, wird wohl ein Bastardproduct mit diesem sein (L.)

- ?23. *P. calycina* \times *integrifolia*.
 ?24. „ *integrifolia* \times *glutinosa* = *P. Huguenini* Brgg.
 25. „ *calycina* v. *longobarda* \times *spectabilis* = *P. Caruelii* Porta.
 26. „ *Clusiana* \times *minima* = *P. intermedia* Portenschlag.
 27. „ *minima* \times *Wulfeniana* = *P. vochinensis* Gusmus.
 28. „ „ \times *spectabilis* = *P. Facchinii* Schott.
 29. „ *glutinosa* \times *minima* = *P. Floerkeana* Schrad.

II. IN DER SEKTION ALEURITIA MIT IHREN 4 SPECIES

- ? 1. *P. farinosa* \times *longiflora* = *P. Krättliana*; dies würde ueberhaupt der einzig mögliche Bastard in der Sektion sein, da die anderen Arten zu weit von einander entfernt wachsen.

III. IN DER SEKTION PRIMULASTRUM MIT IHREN 3 ARTEN

1. *P. acaulis* \times *officinalis* = *P. variabilis* Goup.
2. *P. elatior* \times *officinalis* = *P. media* Peterm.
3. *P. acaulis* \times *elatior* = *P. digena* Kerner.

Sehen wir uns nun die Fundorte dieser Bastarde etwas näher an.

1. *Primula acaulis* \times *officinalis* = *P. variabilis* Goup.

In WIDMER, Monographie p. 134: „Frankreich sehr verbreitet und häufig; Westschweiz; Nord- und Südtirol; Gebirge der Lombardei: Sasso di Ferro am Lago Maggiore, Alpen von Venetien. Nieder-Oesterreich, Skandinavien.“ Sie kommt auch sonst vor, z. B. kenne ich sie von Oakley, Hants, England. Der Bastard ist fruchtbar und es bildet sich eine ähnliche Bastardreihe wie bei *acaulis* \times *elatior*.

In *Herb. Helvetic. Zürich*: Lausanne 1868 (leg. FAVRAT) Inflorescenz gestielt, Bl. getrocknet grünlich (2 Ex.); La Clochette leg. MURET (4 Ex., von welchen eins mit Einzelblüten, wie bei *acaulis*, alle ziemlich dunkel grün; ibid. 1869 (leg. MURET (Infloresc. gestielt; etwas grün); Lausanne 1853 (dunkelgrün); sur Vevey 1869 (5 Ex. alle mit gestielter Infloresc. und mehr oder weniger grünen; Blüten) ibid. 1869 leg. MURET (3 Ex. eines von diesen fast rein gelb Chemin d'Alliaz près Blonay leg. MURET (2 Ex. gestielt und grün). In der Folge, wird „gestielt“ und „mehr oder weniger grüne Blüten“ nicht mehr erwähnt werden; ohne Angabe haben also die Ex. gestielte Infloresc. (*officinalis*-Merkmal) und sind die getrockneten Blüten mehr oder weniger grün;

Montreux anno? leg.? (2 Ex. das eine weit kleinblütiger, mehr *officinalis*-artig als das andere) *ibid.* anno? mit Beischrift von RAMBERT: „Cet hybride n'est pas rare partout où se trouvent réunis les parents. Dans les vergers de Montreux, Chillon et Villeneuve, il est abondant et parfois presque aussi commun que les parents eux-mêmes. Il arrive souvent, comme sur l'un des échantillons ci-joints qu'il porte à la fois des fleurs *acaules* et des fleurs supportées par une tige et groupées en ombelle; Montreux 1856 leg. MURET; Glion 1890 leg. FAVRAT (rein dunkelgelb); Veytaux près Chillon 1868 leg. FAVRAT (3 Ex.); *ibid.* 1868 leg. MURET (3 Ex.); *ibid.* 1886 leg. FAVRAT (1 Ex. gestielt, 1 acaul); *ibid.* anno? leg. MURET (nur Spuren grün); *ibid.* 1873 leg. FAVRAT (4 Ex.); *ibid.* 1868 leg. FAVRAT (3 Ex., von welchen 1 acaul); Chillon 1872 leg. FAVRAT (3 Ex.); Villeneuve 1873 leg. J. MURET (sehr kleinblütig); Publoz près Chexbres 1882 leg. FAVRAT; Gebüsch beim Château du Châtelard près Clarens 1869 leg. FAVRAT, forma *purpurascens*, kurz gestielt, Blüten deutlich grün mit roth; Combaz 1870 leg. MURET; Pougy 1856 (gestielt, Kronbltr abgefallen). JURATAL: Bei Confignon Kt. Genf 1875 leg. SPIESS; dans un bosquet entre Genève et Villette 10 avril 1852 leg. MÜLLER-ARG. sehr dunkelgrün, acaule und gestielte Blüten auf demselben Ex.); Arve bei Genf 1871 leg. JÄGGI mit REUTER, RAPIN, Dr. J. MÜLLER etc., nur Blüten des Bastardes und der Eltern, zwei Formen des Bastardes, die eine mit kleineren etwas grünen, die andere mit grösseren, ringelben Blüten); Genève 1850 leg. FAUCONNET (3 Ex.); Peseux, Ct. Neuchâtel 1872 leg. SCHLATTER, acaul, dunkelgrün; St. Blaise 1872 leg. SCHLATTER (3 Ex., 1 mit acaulen und gestielten Blüten, alle dunkelgrün). *Nordalpen* (Westschweiz.): Veytaux près Chillon, inter parentes 1868 leg. FAVRAT; Les Valeyres près Villeneuve 1886 leg. FAVRAT; *ibid.* anno? leg. REUTER (sehr dunkelgrün); Umgegend von Bex, sehr verbreitet 1917 leg. DUTOIT (5 Ex. sehr wenig grün); Eslex 1863 leg. MURET. *Wallis*: Zwischen Monthey u. Vouvy 1895 leg. WOLF (8 Ex. alle gestielt, von diesen 1 rein gelb); zwischen St. Maurice u. Vouvy 1895 leg. WOLF (23 Ex. unter welchen 1 acaul, alle hell bis dunkelgrün). Bei Chur, 1901 leg. COAZ (4 Ex.); bei Igis (Graubünden) 4 Ex., von welchen 3 rein gelb, 1 mit etwas grün, 2 acaul, 1 acaul und gestielt, 1 gestielt, letzteres etwas grün; *ibid.* 5 Ex.; Malans bei Landquart anno? leg. Dr. WELLER (6 Ex.); *ibid.* 1883 leg. SCHRÖTER, 3 Ex., von welchen 1 acaul, dieses am meisten grün. Bei Biasca im Tessin leg. COAZ, 1 Ex. acaul, kleinblütig, Form der Blüte die von *officinalis*, dunkelgrün; Pied du Brezon 1885 leg. FAVRAT, 1 Ex. mit sehr dickem Inflorescenzzstiel, 1 mit dünnen Infl. stielen und acaulen Blumen, 1 mit nur acaulen Blumen, alle mehr oder weniger grün, 2 Ex. nur mit Inflorescenzen, beide grün.

Die Blütenfarbe der getrockneten Ex. ist deswegen angegeben, weil *officinalis* immer mehr oder weniger grün trocknet, reine *acaulis* dies nicht tun soll. Falls dies richtig ist, sind viele *acaulis*-Ex. im Herb. Helveticum mehr oder weniger mit *officinalis* (eventuell auch mit *elatior*, der auch grün zu trocknen scheint) inficirt, denn es gibt darunter

mehrere, die etwas grün trocknen, unter denen aus der Nähe von Genf gibt es sogar solche, die dunkelgrün auf trocknen. Es wäre wünschenswert, diesen Punkt näher zu untersuchen, da, falls reine *acaulis* in der Tat nie grün trocknet ¹⁾, man dadurch ein einfaches Mittel zur Hand haben würde, um die Verbreitung der Kreuzung bei phaenotypisch anscheinend reiner *acaulis* zu bestimmen.

In Herb. Walö Koch, Zürich: sub nom. *P. veris* L. em. Hudson (*officinalis*) \times *vulgaris* Huds. (*acaulis*). *Ct. St. Gallen:* Rufiert in der Nähe des Rufibachs inter parentes 7.4.1918 leg. WALÖ KOCH: 2 Ex. beide mit grünen Blüten, das eine mit Infloresc. und acaulen Blüten, das andere nur mit acaulen; Waldrand bei Winklen 7.4.1918 leg. W. K. 5 Ex. alle mit Infloresc., 2 von diesen mit nur gelben Blüten, 1 mit stark grünen, 1 mit hellgrünen und 1 mit gelben und grünen Bl.

Im Herb. Suisse Lausanne sub 1681 \times 1683: Montreux 1856 leg. PAYOT, Chillon 1850 leg. ipse; Lovey 1861 leg. FAVRAT; Aigle 1879 leg. JACCARD; Vaux sur Morges 1913 leg. ipse?; Chalex 1873 leg. ?; Morges 1869 leg. ?; St. Triphon 1866 leg. MURET; Lavey 1855 leg. ipse; près Vevey 1853 leg. ipse; Coire 1862 leg. IMHOOF; Veytaux 1851 leg. MURET; près Bex 1859 leg. ipse; Montreux 1851 leg. ipse. Sub no. 1683 \times 1681: Vaux près Morges 1913 leg. HENCHOZ; sous Leysin, Vaud 1900 leg. H. JACCARD; La Rosiaz près Lausanne 1887 leg. M. LUGEON; Villeneuve 1875 leg. FAVRAT; Vergers 1853 leg. MURET; Montreux 1851 leg. ipse; Compesières pr. Genève 1855 leg. Chavin; St. Triphon 1896 leg. MERMOD; Aigle 1879 leg. ipse; Le Mont près Lausanne 1877 leg. ipse; Lac de Bret (Jorat) anno? leg. ipse; entre-Vouvry et St. Maurice (Bas Valais) 1895 leg. WOLF; La Clochate sur Lausanne 1872 leg. FAVRAT.

Auch in Irland ist dieser Bastard häufig, nach Angabe von Lloyd PRAEGER wurde er in den County's: West Cork, Kildare, Wicklow, Dublin, West Galway und Westmeath gesammelt.

2. *Primula auricula* \times *carniolica* = *P. venusta* Host

Nach der WIDMERSCHEN Monographie p. 80: Krain, Gebirge um Idria (1100 m. u. M.) fruchtbar; die hybride Reihe geht unmerklich in *P. carnioica* ueber, sodass man eine bestimmte Grenze nicht feststellen kann.

3. *P. auricula* \times *Clusiana*

WIDMER Monographie p. 92: Hierher soll nach GUSMUS *P. Clusiana* var. *admontensis* gehören, es ist dies aber nicht sicher.

¹⁾ Nach meiner Erfahrung und nach dem Material in Herb. Helvet. der Eidg. Techn. Hochschule in Zürich sind ältere Blüten-Exemplare von *P. acaulis* ebenso dunkelgrün gefärbt, wie bei *P. officinalis* und bei *P. elatior*. Bei sorgfältigem Pressen lässt sich das Grünwerden längere Zeit hinausschieben.

Dr. E. Baumann, Zürich (Zusatz bei der Korrektur),

4. *Primula auricula* \times *integrifolia* = *P. Escheri* Brügger

WIDMER Monographie p. 91: Bündtner Alpen; Glaner Alpen; äusserst selten.

5. *Primula auricula* \times *latifolia*

WIDMER Monographie: Wahrscheinlich existiert dieser Bastard nicht im wilden Zustande und beruht dessen Beschreibung auf einem Irrtum.

6. *Primula auricula* \times *oenensis*

WIDMER Monographie p. 88: Judicaria, besonders Val Daone, Val Breguirzo, Mte Frate, Mte Stabolette 2000—3000 m. u. M. „Die Bastarde sind fruchtbar und es findet Befruchtung mit *P. auricula* und *P. oenensis* statt, wie sich aus einzelnen dem beiden Stammarten äusserst nahe tretenden Pflanzen ergibt. Die vorliegenden Pflanzen lassen auf eine kontinuierliche Uebergangsreihe schliessen. Der Bastard *P. auricula* \times *oenensis* ist *P. auricula* \times *viscosa* sehr ähnlich.“

7. *Primula auricula* \times *pedemontana* = *P. Sendtneri* Kellerer

WIDMER Monogr. p. 90: Kommt in der Natur nicht vor, da in dem ganzen Gebiet von *P. pedemontana* keine *P. auricula* wächst. Wurde 1890 von KELLERER im Bot. Garten zu München erzeugt.

8. *Primula auricula* \times *villosa* = *P. Göbelii* oder *Göblii* Kerner

WIDMER Monogr. p. 90: Ist wahrscheinlich nichts wie *P. auricula* \times *viscosa*.

9. *Primula auricula* L. \times *viscosa* Vill. = (*hirsuta* All.)

Im Demonstrations-Herbarium v. Schroeter in Zürich. Ex. der F₁ Generation *auricula* ♀ \times *viscosa* ♂ 1922 von A. ERNST künstlich erzeugt, die Blüten sind annähernd blau, der Kelch ist pulverulent.

Im Herb. Helvetic. Zürich: Nordalpen Westschweiz: Kt. Waadt: Javernaz, Alpes de Bex 10.6.1883 (16 Ex. ziemlich verschieden); ibid. 10.6.1883 (12 Ex. ebenfalls verschieden); ibid. 29 Juin 1879 leg. MASSON (3 Ex. alle verschieden); ibid. 1877 ex Herb. FAVRAT (2 blühende Ex. verschieden; 2 nicht-blühend); ibid. 1876 leg. MASSON 3 Ex. (auffallend verschieden in der Grösse der Blüten); ibid. 1887 leg. MASSON (6 Ex. verschieden in Blüten und Blatt); weiterhin werden nur sehr auffallende Verschiedenheiten erwähnt werden; ibid. 1882 leg. MASSON; ibid. 2000 M. 1879 leg. ROSINE MASSON; ibid. 1887 leg. MASSON (von 3 Exempl. hat eins so gut wie ganzrandige Blätter); ibid. leg. FAVRAT 1883 (7 Ex. + 6 Ex. + 5 Ex. + 10 Ex., diese letzteren sehr

verschieden); *ibid.* anno? leg. FAVRAT (7 Ex.); *ibid.* anno? leg. THOMAS (1 Ex.) *Nordalpen, Ostschweiz.*: Guggisgrat Beatenberg 1903 leg. COAZ (9 Ex.); Guggisgrat zwischen Niederhorn u. Burgfeldstand bei Beatenberg, Berner Oberland 1904 leg. COAZ (9 Ex.). Schilt, Ct. Glarus anno? leg. A. ZSCHOKKE (3 Ex., nach *auricula* hinneigend); Murgseefurkel 1889 leg. Dr. LÜNING (1 Ex.); Murgseen 1918 leg. FRÖBEL (oberer Teil einer dunkelvioletten Inflorescenz); Kalfeusertal inter parentes leg. Dr. WELLER, anno? 1 Ex.; AlpVindels 1901 leg. COAZ mit braunen Blüten (4 Ex., von welchen 1 stark pulverulent + 4 Ex. + 4 Ex., welche aber stark verschieden sind mit Beischrift: „Mit gelblich-weissen Blüten und solchen in's Rötliche uebergehend.“ Davos Schiahorn, gegen die Büschalp, bei ca. 2200 M., an der Grenze zwischen Kalk u. Gneiss, inter parentes 1901 leg. v. TAVEL. Près Belbanque Kt. Tessin, anno? leg. THOMAS (3 Ex.); F_1 -Generation *auricula* ♀ × *hirsuta* ♂ (syn. *viscosa*) 10.V.1922 leg. ERNST.

Es geht hieraus hervor, dass auch dieser Bastard häufig ist und in der Natur spaltet. Da, nach Mitteilung von Dr. BRAUN-BLANQUET (Zürich) und Dr. LÜDI (Bern) *P. auricula* kalkstet, *P. viscosa* dagegen kalkfeindlich ist, kann sich der Bastard nur dort bilden, wo Kalk und nicht-Kalk zusammentreffen; es bildet sich deswegen der Bastard besonders gerne auf Kalkgestein, wo der Kalk z. T. ausgewässert ist, jedoch genügend Kalk an gewissen Stellen uebrig geblieben ist, um *P. auricula* das Leben zu ermöglichen. **Dort sind der Bastard und seine Spaltungsproducte öfters in viel grösserer Menge als die Eltern zu finden.**

Im Herb. Dr. Lüdi Bern sah ich noch folgende Ex., ueber deren Blütenfarbe Dr. LÜDI an Ort und Stelle Aufzeichnungen gemacht hatte: MÜRREN, Hartwänge im Blumenthal 1.VI.1909 leg. W. LÜDI mit Notizen. 1 schwach-rotlich mit lichtgelblichem Grund. 2 rotlich violett, dunkler wie *viscosa*, Kronschlund intensiv gelb (bei *viscosa* immer weiss) 3 weiss mit gelbem Schlund (von *auricula* herrührend). 4 weiss, 5 roth mit gelbem Kronschlund; 6 dunkelrot mit gelbem Schlund. 7 schwach violett, gegen den Schlund weisslich, im Schlund intensiv violett; MÜRREN: Felsen von Allinwald, 9.VI.1910 leg. W. LÜDI (**hier fast alles Bastarde; reine Formen selten**) wundervolle grosse Blüten in allen Farben; getrocknet: 1 rötlich braungelb verwaschen mit rötlichen Adern, Kronschlund gelb 2 dunkelpurpurn mit intensiv gelbem Schlund. 3 gelblich, schwach rosa gestreift, Kronschlund intensiv gelb; Lauterbrunnenthal zw. Thal und Obersteinberg 19.V.1918 leg. W. LÜDI, inter parentes, von welchen aber *P. viscosa* die bei weitem häufigere ist, in allerlei Farben bis ganz dunkelbraun, wie in der Kultur.

Im Herb. Suisse, Lausanne: sub 1673 × 76: Beatenberg, Oberland bernois 1870 leg. Ls. FISCHER; Haut de Morcles 1860 leg. RAMBERT; Rochers à la Grandvire 1881 leg. JACCARD.

WIDMER MONOGRAPHIE p. 84: „In der Bastardreihe gibt es für jedes einzel-

ne Merkmal einen allmählichen Uebergang von der einen bis zu der andern Stammart. Das gleiche gilt auch für die ganzen Pflanzen, so dass die den Stammarten zunächst kommenden Formen von denselben kaum mehr zu unterscheiden sind. Dies rührt ohne Zweifel von wiederholter Kreuzung des Bastardes mit den Eltern her, denn die Bastarde sind, im Gegensatz zu den meisten übrigen Primel-Bastarden, zwischen den verschiedenen Typen von *auriculastrum* fruchtbar."

Diese Bastarde sind nicht nur von wissenschaftlichem, sondern auch von gärtnerischem Interesse. Aus KERNER's „Geschichte der Garten-Aurikel (1875)" erzählt Frl. WIDMER in ihrer Monographie p. 86:

„Er (KERNER) zeigt, wie schon im Jahre 1582 CLUSIUS, der selber ein eifriger Bergsteiger, Erforscher der Alpenblumen und Züchter derselben war, *Primula pubescens* Jacq. (= *P. auricula* × *viscosa* Vill.) an seinen Freund VAN DER DILFT nach Belgien schickte, der sie eifrig pflegte, vermehrte und an seine Bekannten verteilte. Die Pflanze verbreitete sich rasch ueber Deutschland, wurde im Jahre 1595 in Strassburg gepflanzt und in der Mitte des folgenden Jahrhunderts war sie schon in den meisten belgischen, deutschen und englischen Blumengärten eingebürgert. Diese Abänderung, welche in späteren Zeiten zu dem grössten Reichtum der Spielarten führte, rührt von der hybriden Natur der Pflanze her, während *P. auricula*, welche sonst als die Stammpflanze der Garten-Aurikel angesehen worden war, als reiner Stamm auch in langer Kultur unverändert bleibt.

Es freut mich deshalb, dass Herr Dr. KNOLL in Arosa im nächsten Artikel seine nach wildwachsenden Bastarden vom Weisshorn gemalte Exemplare hat publiciren und erläutern wollen. Sie zeigen, welche grosse Mannigfaltigkeit Bastarde durch Spaltung in der Natur hervorbringen können.

10. *P. auricula* × *Wulfeniana* = *P. Lebliana* Gusm.

WIDMER Monogr. p. 92: Von der Monographin nicht gesehen: „GUSMUS will diesen Bastard im Gebiete der *P. Wulfeniana* aufgefunden haben. Er nannte ihn *P. Lebliana* Gusm. Von seiner Existenz weiss ich nicht mehr, als dass er in einigen Katalogen verzeichnet ist."

11. *P. auricula* var. *Balbisii* × *P. spectabilis*

WIDMER Monogr. p. 92: Wurde vom Mte Baldo angegeben, aber trotz 3

Tagen Suchens nicht wiedergefunden. Wohl wurden dort *P. spectabilis* „en masse“ und sehr spärlich *P. auricula* var. *Balbisii* angetroffen.

12. *P. auricula* var. *Balbisii* \times *P. tirolensis* = *P. obovata* Huter

WIDMER Monogr. p. 90: Venetianische Alpen: Mte Cavallo (Distr. Belluno) 1872 in 2 Ex. von Huter gefunden; von der Monographin nicht gesehen.

13. *Primula calycina* \times *integrifolia*

WIDMER Monographie p. 106: Noch nicht gefunden, die von HEGETSCHWEILER als solche sub nomine *P. intermedia* Hegetschw. am Comersee gesammelte Pflanze ist, nach WIDMER, *P. Clusiana*.

14. *Primula calycina* \times *viscosa*

WIDMER Monographie p. 100: Val d'Ambra bei Sondrio (Italien) leg. Dr. LEVIER. Nur 1 Fruchtexemplar von diesem Bastard bekannt, im Herb. Florenz, von wo es durch CARUEL an Frl. WIDMER gesandt wurde. Diese sagt davon: „Die Pflanze hat ganz den Habitus einer *P. viscosa*, nur die Länge des Kelches und die ausnahmsweise schmalen Hüllblätter erinnern an *P. calycina*“.

15. *Primula calycina* var. *longobarda* \times *spectabilis* = *P. Caruelii* Porta

WIDMER Monographie p. 107: Lombardei, Alpen bei Brescia, Mte Cadi 2000—2400 m. Die Bastarde sind fruchtbar und die hybride Reihe ist so vollständig, dass es oft schwer hält zu sagen, welche Pflanzen noch zur Bastardreihe gehören.

16. *Primula Clusiana* \times *minima* = *P. intermedia* Portenschlag

WIDMER Monographie p. 108: Steiermark und Oesterreich: Schneeberg bei Admont etc. ca. 2000 M. Frl. WIDMER hat nur noch nicht blühende Kulturen dieses Bastardes gesehen.

17. *Primula elatior* \times *acaulis* = *P. digena* Kerner

WIDMER Monographie p. 132: Schweiz, Jura am Genfersee, Oberbayern, Nord- u. Südtirol, Ober- und Niederoesterreich ¹⁾. Fruchtbar, bilden eine

Ich kenne sie auch aus England.

vollkommene Uebergangsreihe zwischen den beiden Stammarten. Alle einzelnen Merkmale zeigen ebenfalls diese Uebergangsreihe und kommen auch in den verschiedensten Kombination vor. Auch *P. acaulis* var. *caulescens* gehört zur hybriden Reihe.

Im Herb. Helvet. Zürich: sub nom. *elatior* × *vulgaris*. Zürichberg IV 1875 leg. LEHMANN, teste RIKLT; BAUMANN betrachtet diese Pflanze aber als eine Kummerform der *elatior*: „Der Bastard hat viel grössere Blüten und zudem fehlt *P. vulgaris* (*acaulis*) im ganzen Kanton Zürich! Mir scheint sie eher *P. elatior* × *officinalis* an zu gehören.

Molasse. Westschweiz I (Umgebung von Lausanne): inter parentes bei Lausanne 31.3.1879 (1 Ex. mit Einzelblüten, das andere mit Inflorescenz); Pré de Pierre ob Bolmont bei Lausanne 1891 leg. COAZ (Blüten viel kleiner als bei dem vorigen; Montreux. 1856 leg. FAVRAT? (mit Einzelblüten); ibid. 1856 leg. BERNOUILLI (mit Infl.); Boussens 1875 leg. FAVRAT (4 Ex. mit Infl.); Le Mont 1872 leg. ipse (3 Ex. mit Infl. 1 mit Infl. und Einzelblüte) ibid. 1885 leg. ipse (6 Ex. mit Infl.); ibid. 1882 leg. ipse (3 Ex. mit Infl.), La Clochette 1868 leg. ipse (3 Ex. mit Infl.); ibid. 1888 leg. ipse (3 Ex. mit Infl.); ibid. 1881 leg. ipse (2 Ex. mit Infl.); ibid. 1875 leg. ipse (3 Ex. mit Infl.); Bellevaux 1882 leg. ipse (2 Ex. mit Infl.); Les Martines 1877 leg. ipse (2 Ex. mit Infl.); Vidy 1886 leg. ipse (2 Ex. mit Infl.); 1887 leg. ipse 4 Ex: 1 mit Einzelbl. 3 mit Infl.) Lausanne 1868 leg. ipse (1 fast acaul, 1 mit Infl.); Moulard 1884 leg ipse (5 Ex. auf 2 Bogen, alle mit Infl.);

Westschweiz II (Voralpines Gebiet), falls weiterhin das Gegenteil nicht ausdrücklich erwähnt wird haben die Pflanzen die Blüten in einem Inflorescenz angeordnet. Glion près Montreux 1873 leg. ROSINE MASSON (2 Ex.); Oberhalb Corsier 1880 leg. FAVRAT (3 Ex. mit Einzelblüten, 2 mit Infl.), Nant sur Vevey 1889 leg ipse (7 Ex. von welchen 1 mit Einzelbl.), Glion 1873 leg ROSINE MASSON (2 Ex.); Glion 1872 leg. FAVRAT (3 Ex. mit Einzelbl. 3 mit Infl.); Villeneuve 1873 leg ipse (4 Ex.); Chillon 1877 leg. ipse (2 Ex.), Villeneuve 1881 leg. ipse (7 Ex.); St. Triphon bei Aigle 1889 leg. ipse (3 Ex.) Kt Genf? 1856 leg. FAUCONNET; Aubonne 1881 leg. FAVRAT; Orny 1875 leg ipse (7 Ex.); ibid. 1868 leg ipse; Neuchâtel 1872 leg SCHLATTER; ibid. anno? leg ipse (4 Ex., von welchen 1 sehr *elatior*-ähnlich); Neuchâtel 1872 leg. ipse (3 Ex.); Côte sèche de Rocheray anno? leg. ? (3 Ex.); Staffelegg 1848 (sub nomine *elatior* × *officinale*) leg. MÜLLER-ARGOV

Nordalpen: Bei Fluelen anno? leg TREADWELL sen. sub nomine *elatior* (5 Ex.); Bei Langenmoos bei Fluelen? leg. Schröter u. Strebler (Ex. mit roten und solche mit gelben Blüten, 4 mit Einzelbl. 2 mit Infl. „Kulturflüchtlinge“) Wiesen zwischen St. Maurice u. Vouvy leg F. O. WOLF 1895 (6 Ex. mit Infl. 4 mit Einzelbl. Blütengrösse verschieden); Totengut bei Chur 1886 leg BRÜGGER; bei Marschlins 1905 leg CARL COAZ (2 Ex.), „In einer Reihe von Formen inter parentes am Gebhardsberg bei Bregenz (Vorarlberg) 1892 leg. SCHRÖTER et KIRCHNER (2 Ex. mit Einzelbl. 3 mit Infl.).

Im Herbarium WALO KOCH, Zürich: sub nom. *elatior* × *vulgaris* (syn. *acaulis*) Ct. St. Gallen: Uznacher Burgerriet zwischen Entensee und Gastergraben, sehr vereinzelt, nur mit *P. elatior*, ca 2½ K.M. von den nächsten

Stellen der *P. vulgaris* (ob. Buchberg) entfernt. 28 März 1920 leg. WALO KOCH (2 kleine Ex.); Rufriet inter parentes 7.4.1918 leg. ipse (2 Ex. beide mit Infl. das eine aber ueberdies mit Einzelblüten); am Maseltranger Bach südl. vom Gasterholz, inter parentes 7.4.1918 leg. WALO KOCH; Waldrand bei Winklen 7.4.1918 leg. ipse; Ob. Buchberg Gsäss-Gwanten in Hecken 1920 leg. ipse (9 Ex.); Ober Buchberg; Tobelwald inter parentes 1920 leg. ipse; Maseltrangerriet an einem Graben 1920 leg. ipse.

Im Herbar Suisse Lausanne sub 1682 × 81: Sous Allaman 1913 leg. HENCHOZ; Morges 1869 leg. ?; Entre Lanoy et Confignon 1874 leg. SPIESS; Vallée de l'Aubonne 1913 leg. ?; Ponon sur Aigle 1879 leg. JACCARD; Orny (Vaud) 1875 leg. FAVRAT; Allaman 1913 leg. JACCARD (in vielen verschiedenen Formen); Bords de l'Air 1862 leg. CHAVIN; Aigle 1878 leg. E. BURDET; St. Triphon (Vaud) 1872 leg. ipse; Tironnay 1855 leg. MURET; Chillon 1854 leg. ipse; Eslex 1863 leg. ipse; Chatelard 1853 leg. ipse! Villeneuve 1867 leg. ipse; La Combaz 1870 leg. ipse; Mont d'Orvin, Jura bernois anno? leg. TESSLER; Veytaux 1867 leg. MURET; Chillon 1854 leg. ipse; Tironnay 1855 leg. MURET; Chillon 1854 leg. ipse; Villeneuve 1867 leg. ipse; La Combaz 1870 leg. ipse; Mont d'Orvin, Jura bernois anno? leg. TESSLER; Veytaux 1867 leg. MURET; Chillon 1854 leg. ipse; Tironnay 1855 leg. MURET; Chillon 1854 leg. ipse; Villeneuve 1867 leg. ipse; La Combaz 1870 leg. ipse; Mont d'Orvin, Jura bernois anno? leg. TESSLER, Veytaux 1867 leg. MURET; Glion 1871 leg. ipse; Bernex 1853 leg. ipse; Bovéréaz, Lausanne 1854 leg. ipse; Bernex 1854 leg. ipse; Montreux 1856 leg. ipse; Chatelard 1853 leg. ipse; Bex 1857 leg. ipse; Charnex 1860 leg. ipse; Songy 1856 leg. ipse; Emblens près Lausanne 1853 leg. ipse; Charnex 1856 leg. ipse; Chillon 1852 leg. RAMBERT; Muzet, Vaud, anno ? leg. VETTER (fréquent parmi les parents); zwischen St. Maurice et Vauvry 1895 leg. WOLF; Lully près Morges 1884 leg. MERMOD; Morges 1875 leg. ?; Chaud 1874 leg. MURET; Clochate 1868, 1869, 1871 leg. ipse; Gare de Cossonai 1873 leg. ipse; Villeneuve 1867 leg. ipse; Clochate 1851, 1872 leg. ipse; Taugarten b. Chur 1862 leg. LZ; Sauvabelin 1851 leg. MURET; ibid. 1860 leg. ipse; Malley 1852 leg. ipse; Flou, Lausanne 1854 leg. ipse; près Gréchon 1860, 1857 leg. DUTOIT; Vernand 1856 leg. MURET; Bois de Cery, Lausanne, 1867 leg. ipse; Sous Confignon 1854, 1860 leg. CHAVIN; Bernex 1853 leg. MURET; Songy 1856 leg. ipse; Coire 1862 leg. IMHOOF; Sauvabelin 1852 leg. MURET; Valleyres 1847 leg. LERESCHE; ibid. 1848 leg. REUTER; Lancy 1854 leg. ipse; Chailly sur Vevry 1853, 1869 leg. MURET; au Jura au dessus de Banjean anno ? leg. TESSLER.

18. *Primula elatior* × *officinalis* = *P. media* Peterm.

WIDMER, Monogr. p. 136: „Holstein, Thüringen, Sachsen, Schlesien, Unterösterreich, Oberbayern, Nord- u. Südtirol, Schweiz, Frankreich, Skandinavien“. Ich kenne sie auch aus Holländisch Limburg.

Im Herbarium Helveticum Zürich: Unmittelbar neben *P. officinalis* auf einer trockenen Stelle des Streuieds in der „Kleeweid“ Gemeinde Herli-
Genetica VII.

berg, Bezirk Meilen Ct. Zürich, die zwei einzigen Exemplare unter einer Menge *officinalis* und *elatior*. leg. E. HANSAMANN 15.IV.1900. Nach mündlicher Mitteilung E. BAUMANN's ist dieser Bastard in der Nähe des Bodensees, wo beide Eltern in unzähligen Exemplaren vorkommen, sehr selten; in 3 Wochen fand er nur 2 Bastarde. Bei diesen beiden Exempl. hat RIKLI geschrieben: „N. B. Pflanzen zeigen den flachen Saum der Krone, die Grösse der Blüten von *elatior*; Die Farbe der Blüten, die Form der Kelchzähnen steht genau in der Mitte zwischen beiden Eltern; der orange Fleck auf dem Blumenblatt, die entschieden etwas aufgeblasenen Kelche und die gelbgründliche Farbe des Kelches, die dichtere Behaarung nähern die Pflanze der *P. officinalis*“. Um Zürich April 1876 leg. C. LEHMANN (3 Ex.); Zürichberg anno? leg. E. RAMBERT, welcher dazu schrieb: „Je n'ai rencontré cet hybride que très rarement et en fort petit nombre. On peut parcourir sans le trouver des prés où les parents se touchent et se comptent par milliers. Il est facile à distinguer des deux parents, mais non pas toujours de l'hybride que forment la *Prim. acaulis* avec la *Prim. officinalis* Pour éviter toute méprise, il faut le chercher dans les régions où la *P. acaulis* n'existe pas. La villosité et la forme du calice varient entre les deux parents, mais on peut tirer de la coloration de la corolle un caractère, qui m'a paru constant. La *P. elatior* a à la gorge de la corolle un anneau d'un jaune plus intense. La *P. officinalis* a 5 tâches séparées allongées d'une belle couleur safran, dispersées longitudinalement à la base de chacune des divisions de la corolle. L'hybride a toujours à la fois l'anneau et les tâches. C'est en général une belle plante et qui a souvent les fleurs moins inclinées que les deux parents. Je l'ai cueillie toujours en petite quantité à Villeneuve (Ct. de Vaud), à Romont (Ct. de Fribourg) au Zürichberg et à Fällanden (Ct. de Zürich).“ In Wiesen längs der Reppisch bei Reppischmühle nächst Dietikon 25.4.1882 leg. SIEGFRIED; Becerenberg bei Winterthur 21.4.1885 leg. SIEGFRIED (4 Ex. auf 2 Bogen).

Kt. Waadt: Bret, am Mt. Jorat, nördlich von Chexbres 23.IV.1882 leg. FAVRAT (3 Ex.); Pré de la Pierre ob Belmont, Gebiet der Gandèze bei Lausanne, 29 April 1891 leg. COAZ (2 Ex.); Palézieux, an der Linie Lausanne-Romont 6 Mai 1853 leg. MURET (5 Ex.); Chaulin, Gemeinde Châtelard, Bezirk Vevey 680 M. 21 Avril 1867 leg. MURET (4 Ex.); Montreux 1856 leg. CHRIST; Moulin de Grandchamp, am Genfersee 1 K.M. westlich von Villeneuve 13 Avril 1852 leg. J. MURET; ibid. 1854 leg. ipse; ibid. 1888 leg. FAVRAT (2 Ex.); Siviriez, Ct. Fribourg 28 April 1873 leg. FAVRAT (4 Ex.); ibid. 28 April 1874 (5 Ex.); zwischen Rue und Siviriez 1867 leg. MURET (3 Ex.) Zwischen Romont und Bece 1855 leg. ipse (2 Ex.); Romont 7 Mei 1853 leg. ipse (6 Ex.); Mont Covon, Ct. Fribourg 1860 leg. COTTET (2 Ex.); An einem Wegrand bei Rorschach, Kt. St. Gallen, leg. MELI, anno? Aus dem naturalist. Museum St. Gallen, woselbst die anderen Exempl.; das Ex. hat sehr kleine Blüten und neigt stark nach *P. officinalis* hin; Bois noir, südl. van St. Maurice 1882 leg. FAVRAT (4 Ex.); Nordalpen: Am Fusse des Rigi unterhalb Felsenthor 13.III.1897 leg. K. B. LEHMANN; WALLIS: Unter Grimmisuat ob Sitten 1883 leg. COAZ (2 Ex.); bei Basel 1887 leg. BERNOUILLI (3 Ex.);

Araschgo (Wasserfall) 1884 leg. BRÜGGER sub nom. *elatior* \times *veris* \times *vulgaris* (= *elatior* \times *officinalis* \times *acaulis*), mit Beischrift van RIKLI: „Die Pflanze hat von *P. vulgaris* (*acaulis*): grosse Blüten, Verkürzung des Blüthenschaftes, tiefe Kelchzähne; von *P. elatior*: Rauhe Behaarung und grüne Mittelstreifen der Kelchzähnen; von *P. veris* (*officinalis*): glockenförmig aufgeblasene Kelche, doch tritt *P. officinalis* am wenigsten deutlich hervor“. — Meiner Ansicht nach gehört dieses Ex. zu *P. acaulis* \times *officinalis*.

Im Herbar. Walo Koch Zürich: Ct. St. Gallen: Linthdamm oberhalb Giesen 1919; b. Schäums 1919; zw. Grynau u. d. Linthmündung 1919, alle leg. WALO KOCH.

Im Herb. Suisse Lausanne: sub 1682 \times 83: Bouveret 1883 leg?; Villy près d'Ollon, Vaud, 1875 leg. E. BURDET. sub 1683 \times 82: Les Afforets 1886 leg. MERMOD; Les Champs (Ormonts) 1884 leg. ipse; Winterthur 1882 leg. SIEGFRIED; Noville 1884 leg. JACCARD; Panex près Aigle 1879 leg. ipse; Lully 1874 leg. ipse; Rivaz 1896 leg ?; Montreux 1860 leg. MURET; La Chiesaz 1857 leg. ipse; Savigny 1856 leg. ipse; Le Crêt entre Rue et Romont 1857 leg. ipse; 1856 leg. ipse; Villeneuve 1854 leg. ipse; Palésieux 1853 leg. ipse; Chillon 1854 leg. ipse; Près d'Avant 1856 leg. ipse; ibid. 1855 leg. ipse; Chillon 1857 leg. ipse; Mont de Caux, Montreux 1871 leg. ipse; Glion 1873 leg. ROSE MASSON; La Combaz près Villeneuve 1856 leg. MURET; Thalheim (Aargauer Jura) anno ? leg. JESSLER; Chaulin, Monts de Montreux 1857 leg. MURET.

19. *Primula farinosa* \times *longiflora* = *P. Krattliana* Brügger

WIDMER Monogr. p. 124: Nur 1 Ex. 8 Juli 1876, im Val Fex. Engadin. 2000 M. leg. KRÄTTLI. Bedarf der Bestätigung.

20. *Primula glutinosa* \times *minima* = *P. Floerkeana* Schrad.

WIDMER Monogr. p. 112: Oestliche Zentralalpen: Tirol, Salzburg, Steiermark, Kärnten 2000–2600 M. bald in wenigen Ex., bald in so grossen Kolonien, dass sie daselbst an Zahl den Stammarten gleich zu kommen scheinen.

Fruchtbar: kommen in allen möglichen Kombinationen vor und gehen so in den Stammarten uebrig, dass man von manchen Formen nicht weiss, ob man sie als rein oder als hybrid auffassen soll. Dann folgen 6 Seiten mit Beschreibungen verschiedener Spaltungsproducte.

Im Herb. Helvetic. Zürich: Bei Innsbrück anno ? leg. EBNER. In diesem Umschlage liegen noch 2 Ex. sub. nomine *P. Flörkeana*, das eine: ex Monte Pizhaut rarissime! 7500 p. s. m. leg. BOVELIN, das andere: „v. H. Prof. HEER sogenannt, bis jetzt in der Schwyz nur von BOVELIN auf d. Pizhaut gefunden; nur wenige Exempl, wovon eines Ihnen sende (BOVELIN). Mit Bleistift ist zu diesem Ex. geschrieben: = *integrifolia* \times *viscosa* Vill. (= *P. hirsuta*) = *P. Heerii* Brugg. 1866 p. 33. Zu dem andren Exempl. hat Frl. E. WIDMER

geschrieben: „Diese Primel kann *P. Floerkeana* (*glutinosa* \times *minima*) sein, denn läge eine Standortsverwechslung vor und ausserdem kommt *P. Floerkeana* nur höchst selten und kaum mit so langen Härchen vor. — Sie könnte auch recht gut *P. integrifolia* \times *minima* sein, welcher Bastard noch nicht bekannt ist. Dann wären die Härchen erklärt und es müsste *P. minima* wirklich irgendwo am Piz Ott oder in der Nähe vorkommen — Jedenfalls ist *P. minima* in diesem Bastard erhalten, sehr ähnlich demselben ist auch *P. minima* \times *tirolensis*, wie der Entdecker dieses Bastards SÜNDERMANN in Lindau neulich bezeugte“.

Die fragliche Pflanze sieht jedenfalls der *P. Floerkeana* sehr ähnlich, da BOVELIN selber die Pflanze als „rarissime“ andeutet ist die Vermutung Frl. WIDMER's dass eine Standortsverwechslung vorliegt sehr unwahrscheinlich. Nehmen wir an, dass dies nicht der Fall, dann ist der Bastard sehr interessant auch wenn sie *P. integrifolia* \times *minima* oder *P. minima* \times *tirolensis* statt *P. glutinosa* \times *minima* (*P. Floerkeana*) wäre, da heut zu Tage *P. minima* nicht mehr in der Schweiz vorkommt.

21. *Primula integrifolia* \times *glutinosa* = *P. Huguenini* Brügger

WIDMER Monogr. p. 106: Parpaner Rothorn (Kt. Graubünden) leg. BRÜGGER. Bedarf der Bestätigung.

22. *Primula integrifolia* \times *latifolia* = *P. muretiana* Moritz

WIDMER Monogr. p. 96: Schweiz: Oberengadin. Albula, Beversertal, Maloja, Texthal, Bernina, Alp Lavirumo 2100–2300 M.

„Auf Standorten, wo die beiden Stammarten zusammen wachsen, tritt meist der Bastard auf, doch giebt es auch solche Standorte, wo er mangelt. Es giebt ferner Lokalitäten, wo er nur spärlich, und wieder solche, wo er in so grosser Menge vorkommt, dass er **an Zahl den beiden Stammarten uebertrifft**. Ich muss den Bastard für unfruchtbar halten. Er bildet zwar Fruchtkapseln, aber die darin enthaltenen Samen sind taub. Dagegen spielt die vegetative Vermehrung eine grosse Rolle. Wenn man eine grosse Zahl von Bastarden, die von verschiedenen Orten stammen, beisammen hat, so kann man von denjenigen, die der einen Stammart am ähnlichsten sind eine ununterbrochene Reihe bilden. Die Merkmale kommen in mannigfaltigen und sehr verschiedenen Kombinationen vor. [Also wird der Bastard wohl nicht steril sein (L.)] Der Bastard hat fast immer ziemlich schmale und fast ganzrandige Blätter; unter Hunderten von Pflanzen, die ich auf dem Majola sah und vielen, die ich von Albula besitze, giebt es keine anderen ¹⁾. Daher rührt der einförmige Habitus, indem die unterscheidenden Merkmale nur in den Blüten vorhanden sind. Ein sehr interessantes Exempl. mit elliptisch-

¹⁾ Wir werden aber bald sehen, dass es auf der Albula doch Pflanzen mit *nicht* ganzrandigen Blättern giebt.

ovalen Blättern, das ganz die Blüten von *P. integrifolia* hatte, sah ich, von KRÄTTLI gesammelt, im BRÜGGERSCHEN Herbar.²

In *Herb. Suisse, Lausanne*: sub 1674 × 1677. Albula, Engadine, 1853 leg. ALBERT DAVALL; ibid. leg. THOMAS, anno?; Rochers au Schallerberg, Avers, Grisons 1894 leg. JACCARD; Val Bevers 1877 leg. FAVRAT; Albula, Grisons 1864 leg. LERESCHE; Candrian à Samaden 1895 leg. STUTZ; Rochers granitiques de l'Albula 1850 leg. LERESCHE; Albula 1853 leg. RAMBERT; Val de Bevers 1867 leg. KRÄTTLI; Muottaz, Engadine 1860 leg. RAMBERT; Albula 1866 leg. FAVRAT; Val Bevers 1855 leg. RAMBERT; Lac Blanc, Bernina 1849 leg. ipse; Val Bevers 1868 leg. ipse; Albula 1850 leg. ipse; Albula 1837, 1841. beide leg. MURET; Val Bevers 1873 leg. BROWN; Albula 1837 leg. LERESCHE; Val Bevers 1864 leg. MURET; ibid. 1855 leg. ipse; Albula 1849 leg. ipse; Crapalp 1860 leg. Krättli; Marmoré, Maurice, Engadine 1869 leg. MURET, Albula 1856 leg. DE BUREN; ibid. 1855 leg. PAYOT; ibid. 1855 leg. MURET; La Torcola entre Livigno et la Roesa (Poschiavo) 1898 leg. HENCHOZ.

Sub nomine: *Primula viscosa* All¹) × *P. integrifolia* L. — *P. muretiana*:

Im *Demonstrations-Herbar* SCHRÖTER Zürich mit den Eltern: *P. viscosa* All, Albula leg. JÄGGI, *P. integrifolia*, Textal leg. FAVRAT, und 2 Ex. des Bastardes von der Albula leg. Wolfensberg (Der Bastard neigt nach *P. viscosa* — *P. latifolia* hin).

sub nomine: *Primula integrifolia* × *P. viscosa* All non Vill (*P. latifolia*) *P. muretiana*.

Im *Herb. Helvet. Zürich*: Piz Columbal im Avers 2700 M. 18 Aug. 1890 leg. C. SCHRÖTER; Val Avers, Stallerberg 1894 leg. J. JACCARD (10 Ex.); Albula anno? leg. WOLFENBERGER sub nom. *integrifolia* × *graveolens* (3 Ex., von welchen eins mit den schmalen ganzrandigen Blättern der *integrifolia*, eins mit breiten, aber ebenfalls ganzrandigen Blättern, und eins mit Blättern in der Breite intermediär zwischen den Eltern aber gezähnt wie bei *latifolia*; Albula Juli 1890 leg. Fräulein H. MEYER (3 Ex. verschieden in Blattform und Beschaffenheit des Blattrandes); Albulapass 1887 leg. F. KÄSER (5 Ex. von denen 4 mehr der *integrifolia*, 1 mehr der *latifolia* hinneigt); Albula Hospiz 1883 leg. SCHRÖTER (5 Ex. von denen 4 der *integrifolia* zuneigend, und 1 etwa intermediäres); ibid. 1879 leg. WOLFENBERGER (2 Ex. versus *integrifolia*); ibid. 1866 leg. FAVRAT (7 Ex. alle mehr oder weniger intermediär und 3 andere von denen 1 mit kurzen Inflorescenzstielen und 2 mit langen und reichlicher blühend als die Eltern); ibid. 1853 leg. J. MURET (2 Ex. stark versus *integrifolia*); ibid. 1851 leg. BAMBERGER (2 Ex. versus *integrifolia*); ibid. 1849 leg. O. HEER (3 Ex. ± intermediär, 1 stark versus *integrifolia*); ibid. anno? (3 Ex. 1 intermediär, 1 fast ganz *latifolia*, 1 mehr nach *integrifolia* hin); ibid. 1877 leg. P. CULMANN (3 Ex. 1 stark versus *latifolia*); ibid. anno? leg. B. WARTMANN (1 Ex.); ibid. 1877 leg. COAZ (1 interm., 1 fast ganz *integrifolia*) ibid. anno? leg. B. WARTMANN (1 interm.); ibid. 1888 (6 Ex.); ibid. 1890 leg. BERNOUILLI (4 Ex.); ibid. 1879 leg. WOLFENBERGER (2 Ex.); ibid. 1857 leg. ANDER (no. 1 = *latifolia* no. 2 = *integrifolia*, das

P. latifolia Lapeyr.

andere der Bastard); Berninahospiz 1905 leg. SCHRÖTER (von ganz anderm Habitus als die vorigen: lange Inflorescenzstielen, schmale gezähnte Blätter, 5 Ex.); Marmoré bei Sils Maria (Oberengadin) 1888 leg. WOLFENBERGER (1 Ex.); Savretta in den Felsen oberhalb der Sennhütte (Oberengadin) anno? leg. BRÜGGER; unter einem Felsblock südöstl. von der Forchr Surley (Oberengadin) 2470 M. leg. W. BERNOUILLI 1907 (4 intermed. Ex.); Berge um St. Moritz anno? leg. U. v. SALIS (5 verschiedene Formen, wozu geschrieben: „Uebergänge von *P. villosa* und. *integrifolia*“); Gletscherinsel um Piz Rosetsch 1834 leg. O. HEER; ibid wieder 1834 leg. ipse; Bernina am weg zum Hospiz 1921 leg. SCHRÖTER; Beverserthal 1891 leg. M. CANDRIAN; ibid. 1880 leg. KRÄTTLI (3 Ex.); ibid 1873 leg. FAVRAT (3 Ex.); ibid. 1873 leg. BURNAT (sub nomine: *candolleana* × *graveolens* (12 Ex. auf 3 Blättern); ibid. 1871 leg. ROSINE MASSON (4 Ex.); ibid. 1859 leg. KRÄTTLI (6 Ex.); Albula 9 Juli 1864 ex Val Bevers 11 Juli 1864 leg. LERESCHE.

23. *Primula integrifolia* × *viscosa* = *P. Heerii* Brügger

WIDMER, Monogr. p. 99. Schweiz: Bündtner Alpen: Davos, Arosa, Hochwang, Calanca, Bernina, Maloja; Glärner Alpen: 2200—2400 M.

„Von diesem Bastard, sagt Verf. besitze ich eine ziemlich ansehnliche Zahl. Ich habe ihn auf einem Standort des Oberengadins, auf den ich von Herrn Lehrer KÄSER aufmerksam gemacht wurde, in nicht geringen Mengen von Exemplaren gesehen; auf einem andern allerdings kaum ueber ein Dutzend gefunden. Ueberdem wurde er mir getrocknet mitgeteilt und konnte ich ihn im Bot. Garten zu München mehrfach lebend beobachten. Aus allen diesen Exemplaren lässt sich eine vollständige Reihe von den der *P. integrifolia* am nächsten stehenden, bis zu den der *P. viscosa* sich am meisten nähernden Bastarden herstellen. Dass das nämliche auch für jedes einzelne Merkmal gilt, ergibt sich aus der obigen Beschreibung (vide in WIDMER). Es gibt Bastarde, die in allen Organen ziemlich die Mitte halten, es giebt ferner anderen welche in den oberen Teilen der Pflanze der *P. integrifolia*, in den Laubblättern der *P. viscosa* näher stehen, und endlich solche, bei denen das umgekehrte stattfindet. Häufiger jedoch sind **die Eigenschaften der beiden Stammarten in jeder möglichen Weise mit einander kombiniert**, wobei nicht selten die einen oder die andern das entscheidende Uebergewicht gewinnen.“

Dennoch denkt Frl. WIDMER nicht an Spaltung, trotzdem ihrem Lehrer, NÄGELI, wie aus der von ihm geschriebene Einleitung hervorgeht, MENDEL's Arbeit bereits bekannt war. Weshalb nicht, geht aus folgendem Satze hervor:

„Da der Bastard unfruchtbar ist ¹⁾, so kann er sich nicht mit den Stammarten kreuzen, und es mangeln somit die Uebergänge von der Bastardreihe zu denselben.“ Letzteres ist aber kaum im Einklange mit dem vorher ge-

¹⁾ Wohl ein Irrthum! L.

sagten, dass „die Eigenschaften der Stammarten in jeder möglichen Weise“ in den Bastarden „mit einander kombinirt sind.“

Die *Primula viscosa* wächst gewöhnlich an Felsen, die *P. integrifolia* im Rasen. In der Höhe aber tritt *P. viscosa* auf steinigten Weiden ueber und wächst dann gemeint mit *P. integrifolia*.

Hier bilden sich die Bastarde, welche daher immer kleine Pflanzen sind. Die *P. viscosa* dieser höchsten Standorte ist sehr häufig die forma *breviscapa* (*P. exscapa* Hegetschw.), die sonst nicht wesentlich von dem mit deutlichen Schafte versehenem Typus verschieden ist“.

Sub nomine *P. integrifolia* \times *hirsuta* All non Vill (= *P. integrifolia* \times *viscosa* Vill. non All.) = *P. Heerni* BRÜGGER:

Im *Herb. Helveticum* Zürich: Ct. Graubünden, Bernina am Weg vom Hospiz zum Pizzo Campascio. Schlussexcursion Juli/Aug. 1919 leg C. SCHRÖTER. Diese Pflanze ist entschieden eine andere wie die *P. glutinosa* \times *minima* zu welcher BERNOUILLI irrthümlicher Weise mit Bleistift „*P. Heerni*“ geschrieben hat.

Im *Herbarium* des Dr. W. LÜDI in Bern: Bernina, Graubünden 29 VII. 1923 leg. W. Lüdi (mehrere Formen).

24. *Primula latifolia* \times *oenensis* = *P. Kolbiana*

WIDMER Monogr. p. 95: Mte Simone im Val Seriana 1890 leg. KELLERER, verpflanzt in den Münchener Botanischen Garten

25. *Primula latifolia* \times *viscosa* = *P. Berninae* Kerner

WIDMER Monogr. p. 94: Schweiz: Oberengadin, Maloja, Morteratsch, Bernina, Piz Ott, Beversertal, Müsella. Unterengadin: Piz Nadis ob Süs, Bergamasker Alpen: Mt. Grabiasscam im Val Seriana; 2000—2500 M.

„Fruchtbar. Die Bastarde kreuzen sich theils unter einander, theils mit den Stammarten; dadurch entsteht eine vollständige Reite zwischen den letzteren. Auch jedes einzelne Merkmal variirt, so dass es bald der einen, bald der andern Stammart nahe kommt, und die Merkmale combiniren sich so verschiedenartig, dass eine grosse Mannigfaltigkeit in den Formen entsteht.“

Es gibt namentlich auch Bastarde, welche in den Blüten der *P. latifolia*, in den uebrigen Merkmalen der *P. viscosa* ähnlich sind, andere, welche ganz die Blüten von *P. viscosa* haben, in den uebrigen Merkmalen mehr eine *P. latifolia* sind. Gewöhnlich erhält man als *P. Berninae* eine in allen Merkmalen mittlere Form, während andere Formen theils als *P. latifolia*, theils als *P. viscosa*, bestimmt werden. Ein auf dem Piz Ott im Oberengadin von dem Gärtner J. OBRIST gefundener und im Münchener Bot. Garten kultivirter Bastard hat Blüten fast wie *P. viscosa* und wurde daher vom Finder *P. ciliata* (zu *P. viscosa* gehörend) genannt, eine Bestimmung, die durch mehrere Merkmale als unrichtig dargetan wird. Sie hat nämlich ziemlich kleine mehr oder weniger trichterförmige Blüten, die Insertion der Staubkolben

ist höher, der Kelch kleiner als bei *P. viscosa* (meist 4 mm.) mit fest anliegenden Zähnen, die Blätter etwas riechend, allmählich verschmälert. Exempl. welche die Blütenfarbe der *P. latifolia* und auch einen gleichfarbigen Schlund haben, erkennt man als hybrid an den geruchlosen, ziemlich rasch verschmälerten Blättern mit ihrer dichteren und längeren Behaarung, sowie an der tieferen Insertion der Staubkolben. Solche Pflanzen kommen uebrigens nicht vor, wenn *P. latifolia* allein auf dem Standort vertreten ist. Auch der weisse Kronschlund allein kennzeichnet den Bastard, weil er nie bei der *P. latifolia* gefunden wird".

Sub nomine *P. hirsuta* \times *viscosa* *P. Berninae* Kerner, mit welcher Synonym sind: *P. Berninae* Kerner *P. hirsuta* All \times *viscosa* Vill., *P. viscosa* Vill. \times *hirsuta* Vill., *P. viscosa* Vill. \times *latifolia* Lap. *P. hirsuta* All \times *latifolia* Lap. etc., im Herb. Helvet. Zürich: Ct. Graubünden: Bernina, am weg vom Hospiz zum Pizzo Campascio c. 2380 M. Juli/August 1919 leg. C. SCHRÖTER; Piz Musella Oberengadin leg. BOVELIN anno? (sub nomine: *P. villosa*, wozu Frl. WIDMER geschrieben hat: „*P. latifolia* \times *viscosa* Vill. = *P. Berninae* Kerner *P. Salisii* BRÜGGER".

26. *Primula minima* \times *viscosa* = *P. Steinii* Obrist

WIDMER Monogr. p. 102: „Der Bastard ist bis jetzt in 3 verschiedenen Formen gefunden:

1. var. *Forsteri* Stein Unterscheidet sich von *P. minima* namentlich durch stärkere Behaarung, durch kürzere Knorpelspitzen der Blattzähne, durch etwas breitere und am Scheitel stärker gerundete Blätter. Im Münchener Bot. Garten bildet sie Fruchtkapseln, aber ohne oder mit tauben Samen.
2. var. *Steinii* Diese Form hält die Mitte zwischen den Stammarten.
3. var. *Kelleri* unterscheidet sich von *P. viscosa* namentlich durch das Knorpelspitzchen der Zähne, durch die längeren Hüllblätter und die kürzeren Drüsenhaare.

Beim Bastard wechselt die Farbe der Blumenkrone zwischen rosa (*P. minima*) und lila (*P. viscosa* ist rosa-lila). So sah ich z. B. bei *P. Forsteri* (*per-minima*) eine Pflanze mit grösseren, rosa, eine andere mit kleineren, lilafarbigem Blüten, letztere im uebrigen, wie zur Ausgleichung, der *P. minima* etwas näher stehend als erstere. — Berge um Innsbruck ca. 2000 M. Geschnitzthal, Rosenjoch etc.; die var. *Kelleri* im Vennertal".

27. *Primula minima* \times *omensis* = *P. pumila* Kern.

WIDMER, Monogr. p. 104: Judicarien. Alpe Magiassone ca 2000—2300 M. leg. PORTA (in zwei Formen).

28. *Primula minima* \times *spectabilis* = *P. Facchinii* Schott.

WIDMER, Monogr. p. 109. Judicarien, vorzüglich Alpe Magiassone 2000—

2300 M in beträchtlicher Anzahl. Die ununterbrochene Formenreihe des Bastardes geht in zwei Endglieder aus, die sich den Stammarten am meisten nähern."

29. *Primula minima* \times *tirolensis* = *P. juribella* Sunderm

WIDMER. Monogr p 106: Süd-Tirol, Alpe Giur-Bella im Val Travignolo ca 2500 M.

30. *Primula minima* \times *villosa*

WIDMER Monogr. p. 104: Steiermark und Kärnthen, äusserst selten in zwei Formen: intermediär und sich entschieden der *P. minima* nähernd.

31. *Primula minima* \times *Wulfeniana* — *P. vochinensis* Gusmus

WIDMER Monogr. p. 109. Kärnthen 2000—2500 M. Verfasserin kennt nur Kulturexempl. z. T. intermediär, z. T. der *P. Wulfeniana* näher stehend.

32. *Primula oenensis* \times *viscosa* = *P. Scariana* = *P. Plantae* Brügg.

WIDMER Monogr. p. 98: Mte Simone im Val Seriana 1887 leg. KELLERER.

Fruchtbar Die hybride Reihe geht unmerklich in die Stammarten ueber, so dass man eine bestimmte Grenze nicht feststellen kann.

33. *Primula tirolensis* \times *Wulfeniana*

WIDMER Monogr. p. 105: Venetianische Alpen: auf der Alpe Valmaron zwischen Val di Torno und Cimolais 1900—2200 M. „Von den hybriden Pflanzen stehen die einen der *P. Wulfeniana*, die anderen der *P. tirolensis* näher. Da ich aber nur wenige gesehen habe, so kann ich nicht entscheiden, ob sie eine kontinuierliche Reihe bilden oder in zwei Formen geschieden sind.

ERRATA

Leider sind, durch die während meiner Abwesenheit gemachten Korrektur, in den zwei ersten Bogen eine grössere Anzahl von Druckfehlern unbeachtet geblieben. Die meisten wird der gütige

Leser wohl selber verbessern können. Nur auf folgende sei deswegen hingewiesen:

- S. 182. Note 2. In der letzten Linie sollen die Worten „und dass sie“ durch „dennoch“ ersetzt werden.
- S. 189. Der Stern vor *Eriolepis* soll wegfallen.
- S. 190. Steht zwei mal Segreganten, soll sein Segregonten.
- S. 192. In dem cursiv gedruckten Passus steht „und er die Umwandlung“; dies soll heißen „und so die Umwandlung“.
- S. 194. Letzte Linie steht „für selten“, soll sein „kaum“.
- S. 195. sub 2 steht „von dem baldigen austerbenden“ soll sein „von dem baldigen Austerben der“.
- S. 196. sub 1. „Faucille“ soll sein Familie; sub 2. Clavadel, soll sein Chavadel; sub 3 „Aeugstertal“, soll sein „Aengstental“.
- S. 197. „Einiedeln“, soll sein „Einsiedeln“.
- S. 201. sub 18. „*C. autareticum*“ soll sein „*C. antarcticum*“.

UEBER PRIMELBASTARDE VON AROSA

von

DR. MED. W. KNOLL, AROSA

(mit einer farbigen Tafel)

(eingegangen 5. März 1925)

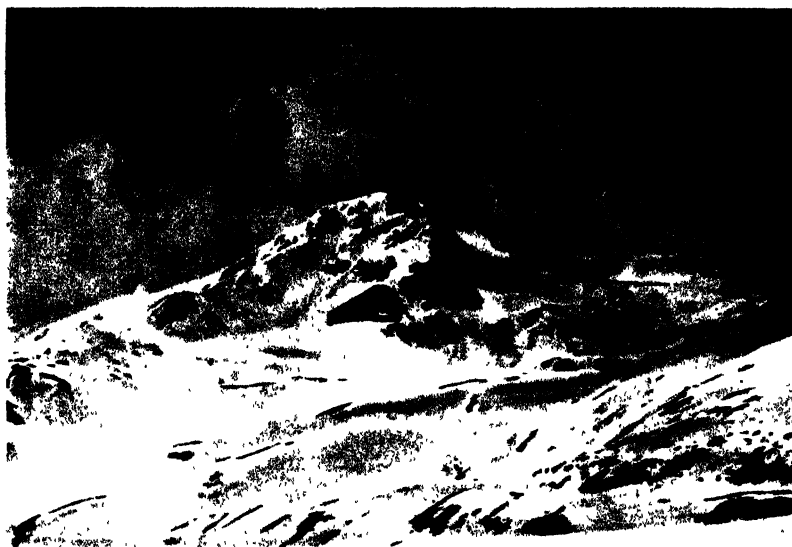
Unter den Kolonien von Primelbastarden aus der Schweiz führt SCHRÖTER in seinem Pflanzenleben der Alpen auch Arosa an. Wir haben hier zwei räumlich von einander getrennte aber in verschiedenen Beziehungen einander sehr ähnliche Kolonien von Primelbastarden grösstenteils *auricula* \times *viscosa*,¹⁾ in einzelnen Exemplaren auch *viscosa* \times *integrifolia*. Ich kenne beide Kolonien seit Frühjahr 1917, habe sie alljährlich zur Blütezeit oder später besucht und auch einige Exemplare zu näherem Studium in unser Alpinum auf 1830 M. ü. Meer versetzt. Dort kommen sie in Nordexposition im allgemeinen gut fort. Einige haben ihre Form vollständig behalten während bei andern besonders die Merkmale der *auricula* (Mehlstaub auf den Blättern und Kelchen) infolge der Versetzung gelitten haben. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich diese Veränderungen den andern Lebensbedingungen insbesondere dem andern Nährsubstrat zuschreibe. Die versetzten Stücke blühen zur selben Zeit wie die Stöcke der Kolonien auf ca 2300—2400 M. in Süd- Südwestexposition.

Die Kolonie A von der die Abbildungen 2—4, 6, 8, 10—13, 15—21 und 23 stammen, steht in voller Süd- Südwestexposition am Aroser Weisshorn, das seiner geologischen Unterlage wegen so wie so eine Menge sonst selten bei einander stehender Blütenpflanzen aufweist. Die Schichten sind sowohl horizontal wie vertikal verworfen, so dass Urgestein und Kalk fast auf Schritt und Tritt wechseln. Die Situation der Kolonie zeigt Abb. I. Das Bild ist im Frühling aufgenommen, zu

¹⁾ *Primula viscosa* Villars non Allioni = *hirsuta* Allioni.

einer Zeit, wo die Kolonie schon schneefrei ist, während ringsum noch harter zum Teil sehr hoher Altschnee liegt. Auch zur Blütezeit die Ende Mai spätestens Anfang Juni eintritt, muss man noch über Schneefelder zur Kolonie aufsteigen. Dies ist mit ein Grund, der sie bisher vor der Zerstörung durch den Menschen bewahrt hat.

Der Gipfel des Weisshorns besteht aus Döloomit. Dort steht *Primula auricula* (Abb. 1) rein zusammen mit *Gentiana vulgaris* und *Anemone alpina* in den höheren Lagen auf den steilen Kalkklippen mit *Androsace helvetica*. Südlich davon, eingerahmt wieder durch Kalkrippen



Aroser Weisshorn von Südosten.



— Bastardkolonie A, von 2370–2420 M. Aufnahme im Frühling. Köpfchen bereits ausgepert, darunter noch viel Hartschnee. Knoll phot.

im Osten, durch einen meist kalkhaltiges Geröll führenden Lawinenzug im Westen liegt die aus einzelnen Urgebirgsköpfchen mit dazwischenhinziehenden Grasbändern bestehende ziemlich steile Halde, in der sich die Kolonie befindet. Ausser *Carex curvula* stehen dort zahlreiche Horste von *Elyna myosurioides*, in denen sich ein grosser Teil der Pri-

meln angesiedelt hat. Als Begleitblütenpflanze erwähne ich die *Anemone sulfurea* im Gebiete der Kolonie, die in Arosa ausschliesslich auf Urgestein angetroffen wird und zudem sind die zu Tage liegenden Köpfchen von massenhaften Thallen des *Rhizocarpon geographicum* überzogen, wie sich aus meinen Standortaufnahmen nach dem Autochromverfahren einwandfrei beweisen lässt. Das ganze Gebiet ist ca 150 M. lang und an den höchsten Stellen 50 M. hoch. Es reicht von Quote 2370 bis Quote 2420 hinauf. Hier stehen die Primelbastarde in grosser Fülle und Mannigfaltigkeit der Formen und Farben. Ich kann mich fast keines schöneren Anblickes in der Natur unseres Hochgebirges erinnern als dieser Kolonie in voller Blüte. Sie wird kaum von dem Blumengarten übertroffen, den das Aroser Rothorn Ende Juli zeigt, wenn seine Polsterpflanzen in vollem Flor stehen. Die Bastarde stehen teils einzeln, teils zu grossen Stöcken vereinigt. Sie wechseln im äusseren Habitus von der mehr der *auricula* nahestehenden hohen Wuchsform mit langem Stengel und vielblütigem Blütenstand zu den mehr der dort vorhandenen Form der *viscosa* genäherten niedriger stehenden Exemplaren mit kurzen Stengeln und wenigen dafür aber grösseren Blüten; letztere Formen oftmals in dicht gedrängten Kolonien mit 20 und mehr Einzelstöcken.

Die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen zeigt besser als Worte ein Blick auf die Tafel. Im Gebiete der Kolonie selbst habe ich *auricula* nur in ganz vereinzelt Exemplaren am Rande des Gebietes angetroffen. Auch *viscosa* steht rein nur in wenig zahlreichen, wenn auch üppigen Gruppen dort. Die meisten anderen, mindestens etwa 200 Stöcke, sind Bastarde. Rückkreuzungen zwischen Bastarden scheinen vorzukommen, indem die verschiedensten Formen oft ganz nahe beieinander stehen. Kulturelle Versuche, die allein entscheiden könnten, fehlen mir bisher. Es sind kaum zwei Stücke zu finden, die sich in allen Einzelheiten gleichen würden. Doch sind die Merkmale der *auricula* und der *viscosa* unverkennbar, nicht sowohl in der Farbe allein, sondern auch in der Configuration der Blätter und dem bei den meisten Formen feststellbaren Mehlstaub auf Blättern, Kelchen und Schlund der Blüten.

Einige aus dem Gebiet dieser Kolonie von Herrn stud. med. A. BENER gesammelte Handstücke des anstehenden Gesteins ergaben nach den Untersuchungen des Herrn DR. CADISCH vom geologischen Institut der E. T. H. Zürich übereinstimmend Para Kristallin und zwar in Form des Casannaschiefers für das ganze Gebiet auf dem die Bastarde stehen,

während westlich, nördlich und östlich davon Hauptdolomit ansteht oder im Schutt vorherrscht. An diesen letzteren Standorten sind aber keine Primelstöcke zu finden, so dass die ganze Kolonie auf Urgestein beschränkt ist.

In dieser Kolonie fand sich ein sicherer und ein zweifelhafter Bastard zwischen *viscosa* und *integrifolia*, welch' letztere im ganzen Gebiet von Arosa heimisch und auch dem Standort der Kolonie südlich davon benachbart ist.

Der sichere Bastard (Fig. 23) ist durch stark an *viscosa* erinnernde Blätter und äussern Habitus, eine sehr grosse dunkelrote Blüte, daneben durch rotüberlaufene Kelche, wie sie nur die *integrifolia* aufweist, gekennzeichnet. Um Anthocyanbildung kann es sich hier nicht handeln, einmal weil solche bei allen andern Bastarden fehlt und weil ich gerade dieses Exemplar während 4 Jahren im Alpinum beobachten konnte, wo es sich noch deutlicher als Bastard zwischen genannten Arten auswies. Im ersten Jahre trieb der Stock zwei ganz genau wie bei *integrifolia* angeordnete Blüten, im folgenden deren drei an einem Stengel. Der rote Kelch blieb erhalten und auch der Stengel zeigte eine leicht rötliche Färbung (zum Vergleich siehe Abb. 24) Der unsichere Bastard ist Fig. 20. Im Blütenbau mehr der *integrifolia* ähnlich, zeigt er im übrigen den Habitus der *viscosa*. Diese Form konnte nicht weiter verfolgt werden.

Ausser den bunten Formen enthält die Kolonie noch albinos. Während einige ganz den Typus der *viscosa* haben (Fig. 11) fand ich andere, die sicher weisse Bastarde darstellen, so Fig. 10, sowie ein mittelst Lumièreplatte aufgenommener Bastard, dessen Knospen aussen noch die Rosafarbe der *viscosa* zeigten, während die offenen Blüten bis auf den gelben Schlund rein weiss waren! Die Blätter weisen den gelben Saum der *auricula* und die Zähnung der *viscosa* auf.

Die Kolonie B steht wenig tiefer als A bei Quote 2310 auf einem isolierten, mitten im Kalkgebiet des PLATTENHORN'S liegenden Urgebirgsblock. Auf der geologischen Karte von J. Cadisch von 1922 steht der Block als einziger anstehender Anteil dieser Schicht am Ostfuss des östlichsten Plattenhorngipfels. Er ist geologisch nach dieser Karte mit dem Substrat der Kolonie A identisch, Das Plattenhorn ist der dem Weisshorn westlich benachbarte Gipfel derselben Kette und besteht seinerseits in den Gipfelpartien ebenfalls aus Kalk, während im übrigen dieselbe Abwechslung der Gesteinsarten besteht, wie am

Weisshorn. Floristisch ist der Block ausser durch die Primelbastarde noch durch *Anemone sulfurea* und einige Stöcke der *Artemisia mutellina* charakterisiert. Unmittelbar östlich des Blockes steht *auricula* rein zusammen mit *Anemone alpina* und *Gentiana vulgaris*. *Rhizocarpon geographicum* überzieht auch hier auf grössere Strecken den Block, auf dem die Kolonie steht. Ich habe aber nur ca. 20 Stöcke von Primelbastarden hier finden können. Neben solchen *auricula* \times *viscosa* (Fig. 5, 7, 9, 14) steht hier auch ein wahrscheinlicher Bastard *integri-
folia* \times *viscosa*, dessen Blüte fast ganz der der *integri-
folia* gleicht, während die Blätter in Form und Zähnelung an die *viscosa* erinnern. (Fig. 22) *Integri-
folia* selbst steht rein unmittelbar östlich von dem Block.

Die Aehnlichkeit der beiden Kolonien ist eine auffallende. *Beide stehen auf fast allseitig von Kalk umschlossenem Urgebirgssubstrat*, weisen *ähnliche Formen* und *dieselbe Blütezeit* auf. Es scheint, als stünden beide auf einer dazwischen mehrfach unterbrochenen Schicht desselben Gesteins, so dass sie dann die Reste einer einmal zusammenhängenden grösseren Kolonie bilden würden. Die Luftdistanz zwischen beiden beträgt ca 1300 Meter. Eine nachträgliche Besiedelung der kleinern Kolonie durch die grössere durch Uebertragen von Samen durch den Wind ist schon darum unwahrscheinlich, weil die vorherrschende Windrichtung von der Plattenhornkolonie zur Weisshornkolonie und nicht umgekehrt streicht, und weil zudem mehrere vorspringende Rippen und Nasen des Geländes eine direkte Uebertragung sehr unwahrscheinlich machen. Im zwischenliegenden Gebiete sind keine Primelbastarde, auch keine reine *viscosa* zu finden, dagegen wohl in den zutage tretenden Kalkklippen des ganzen Gebietes die *auricula*.

Wenn wir uns die neuere Auffassung zu eigen machen, dass über die ursprüngliche rhätische Decke zunächst von Süd-Osten eine Ueberschiebung mit Urgestein, dem auch der Casannaschiefer angehört, erfolgte und erst später eine weitere Ueberschiebung, ebenfalls aus Süd-osten mit Dolomit dazukam, so können wir uns vorstellen, dass die heute nur noch in wenigen Exemplaren hier vorhandene *viscosa*, die auf einem andern Urgebirgsstock, dem Kummerhubel, der sich mitten aus den Dolomitgipfeln der Strelakette südlich des Arosener Gebietes erhebt, noch in grossen Kolonien zu finden ist, früher auf dem Gebiet von Arosa erschienen ist als die *auricula*.

Vielleicht veranlassen diese kurzen Mitteilungen einen Fachbotaniker zu näherer Ergründung des Entstehens und der voraussichtlichen Zukunft dieser interessanten Primelkolonien von Arosa, wozu ich gerne alle mir mögliche Mithilfe leiste.

LEGENDE DER TAFEL

Die Abbildungen sind verkleinerte Copien L. SCHRÖTERS nach den Originalaquarellen von KNOLL.

No. 1 *Primula auricula*, Typus, aus dem Gebiet östlich der Kolonie A.

No. 2—4 Bastarde aus Kolonie A.

No. 5 Bastard aus Kolonie B.

No. 6 Bastard aus Kolonie A.

No. 7 Bastard aus Kolonie B.

No. 8 Bastard aus Kolonie A.

No. 9 Bastard aus Kolonie B.

No. 10 Albino-Bastard aus Kolonie A.

No. 11 *Viscosa*-Albino aus Kolonie A.

No. 12—13 Bastarde aus Kolonie A.

No. 14 Bastard aus Kolonie B.

No. 15—19 Bastarde aus Kolonie A.

No. 20 unsicherer Bastard *viscosa* \times *integrifolia* aus Kolonie A.

No. 21 Bastard aus Kolonie A.

No. 22 unsicherer Bastard *integrifolia* \times *viscosa* aus Kolonie B.

No. 23 Sicherer Bastard *integrifolia* \times *viscosa* aus Kolonie A.

No. 24 *integrifolia*, Typus, Orig. von L. SCHRÖTER, in Arosa kleinwüchsiger.

No. 25 *Viscosa*, Typus, vom Kummerhubel südlich Arosa.

No. 26 *Viscosa*, Typus, Orig. von L. SCHRÖTER, in Arosa kleinwüchsiger.

Alle Bilder sind nach Standortexemplaren der Kolonien gezeichnet mit Ausnahme von 24—26.



ON THE ORIGIN OF RED-LEAVED FORMS IN A CROSS OF NOTHOFAGUS FUSCA \times CLIFFORTIOIDES

by

J. P. LORSY

Red-leaved forms of *Fagus sylvatica* L., so called copper-beeches, have apparently arisen at more than one spot, notwithstanding the contrary opinion of G. LUTZE, who wrote on p. 28 of the „Mittheilungen des Thüringschen Botanischen Vereins“, Weimar 1892:

„Ihr (der Blutbuche) Ursprung ist auf eine wildwachsende gemeinsame Stammutter, auf die Blutbuche in den Hainleiter Forsten bei Sondershausen zurückzuführen. Ob ich mich mit dieser Behauptung in Widerspruch setze mit ASCHERSON, in dessen Flora von Brandenburg gesagt ist, die Blutbuche sei in Südtirol einheimisch, will ich dahingestellt sein lassen. Das, was ich zur Geschichte und Cultur der Blutbuchen in kurzem Abrisse hier zu bieten vermag, dürfte vielleicht ausreichend sein, um der Hainleiter Blutbuche die ihr von andern Autoritäten zuerkannte Priorität, die Stammmutter aller Blutbuchen zu sein, zu wahren etc.“

To this statement JÄGGI took exception in his article „Zur Geschichte der Blutbuche“ (*Fagus sylvatica* L. var. *purpurea* Aiton) in Bot. Cbl. 50, 1892, p. 257—261. He points out that ASCHERSON's statement that the copper-beech is indigenous in the southern Tirol is probably based on HAUSMANN's „Flora of Tirol“, Innsbrück 1851, in which he says on p. 778 of *Fagus sylvatica* L. var. *sanguinea*:

„Häufig auf den Gebirgen um Roveredo (POLLINI und CRISTOFORI)“

JÄGGI admits that this statement is of comparatively recent date, as POLLINI died in 1833 and CRISTOFORI in 1848 but as it is stated that the copperbeech is common around Roveredo, it must, in his opinion, be indigenous there and cannot have been derived from the copper-

beech in Thuringia, which LUTZE considers to be the ancestor of all existing copperbeeches.

This Thuringian copperbeech, we learn from KIRCHNER, LOEW and SCHRÖTER „Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas", who refer to DORL „Die Blutbuche im Klapperthale bei Sondershausen", Verh. d. V. z. Beförderung der Landwirtschaft z. Sondershausen 37 Jahrg. 1876/7 and in Allg. Forst- u. Jagdzeitung 1877, S. 327, was mentioned for the first time in 1722. This tree was still in existence in 1911, when the three authors mentioned published their book and was then estimated to be about 200 years of age.

„(Der Baum hat) einen Stammdurchmesser von ca. 100 cm. und eine Höhe von 27 m. und steht im Hainleiter Forst bei Sondershausen. Der Hohenwuchs des Baumes steht seit 1842 still. Die Schirmfläche betrug 1877 etwa 311 Quadratmeter."

JÄGGI admits also in his article that a large number of all cultivated copperbeeches have been derived from this old tree and that, even at the time when he wrote his article, still large quantities of seeds, seedlings and cuttings of this tree were sold to the trade, which readily explains why AITON gives Germany as the fatherland of the copperbeech in „Hortus Kewensis", Vol. II, London 1789. AITON's authority in this matter possibly was PHILIPP DU ROI: „Die HARBKE'sche wilde Baumzucht". Braunschweig 1772, who says in Vol. I, p. 268:

„Eine Abart der gemeinen Buche ist: *Fagus silvatica* foliis atro-rubentibus (*Fagus rubrifolia* Buchensis Ott, Dendrologie 245). In Deutschland ist sie in einigen hohen Bäumen in dem Fürstenthum Schwarzburg-Sondershausen befindlich, von daher man sie durch Propfreiser auf Buchenstämme in angelegten Pflanzungen und Gärten gebracht hat. OTT hat sie im Canton Zürich bei dem Dorfe Buch in einem Garten angetroffen und darnach benannt".

This of course causes the impression that the copperbeech in the Garden near Buch had been derived from the Thuringian tree, an impression which induced K. KOCH to write in his „Dendrologie" II, 2, p. 18: „Sie wurde nach DU ROI in einem Walde in Thüringen zuerst aufgefunden."

JÄGGI however points out that DU ROI has quoted OTT quite inaccurately, because the latter wrote in his „Dendrologie", Zürich 1763:

„Wir haben in der Schweiz zwei Varietäten von der Buche: „*Fagus foliis candidis* Scheuchz. It alp VI, p. 322; 2. *Fagus rubrifolia* Bu-

chensis Wagner. Helv. curios p. 216. Diese letzte befindet sich nirgend als bei dem Dorf Buch an dem Berg Irchel des Canton Zürich und zwar in sehr geringerer Anzahl, und in einem Garten, allwohin von *dortem* ein junger Baum versetzt worden und roth verblieben ist."

The copperbeech in the garden near Buch has consequently *not* been derived from the Thuringian tree but came from the immediate neighbourhood of that village, where, long before the Thuringian tree was born, at least three copperbeeches grew.

This results from a sentence in WAGNER, „Historia naturalis Helvetiae curiosa“, Tiguri 1680, p. 266:

„Fagetum Buchense ad Irchelium montem, der Stammberg vulgo dictum, Fagos tres foliis rubris praeditas habet, quibus similis nullibi alias reperiuntur.“

That those copperbeeches were already of venerable age at the time when WAGNER wrote, results from a saga which we will presently mention concerning their mode of origin, as well as from the fact that the arms of the village Buch contain a copperbeech, so that this village, in all probability, was named after these peculiar beeches, Buch being the German for beech.

JÄGGI therefore, concludes:

1. Die ältesten historisch sicheren Nachrichten vom Bestehen der Blutbuchen stammen aus WAGNER's „Historia naturalis Helvetiae curiosa“ vom Jahre 1680, aber der Bastard reicht in Wirklichkeit weit hinter diesem Zeitpunkt zurück.
2. Da die Publication WAGNER's im Jahre 1860 erfolgte und etwa um diese Zeit die gegenwärtig nach LUTZE ungefähr 200 Jahre alte Blutbuche bei den Hainleiter Forsten entstanden sein muss, so ist nicht ausgeschlossen, dass letztere durch Früchte oder Propfreis von Buch am Irchel stammt, ohne dass sich darüber irgend welche Nachrichten erhalten zu haben brauchen.
3. Die Blutbuchen von Buch am Irchel kommen aber jedenfalls auch nicht von Südtirol, wo Blutbuchen wohl von jeher heimisch waren, sondern sind an Ort und Stelle entstanden.
4. Wenn die Blutbuche des Hainleiter Forstes nicht aus Südtirol hergeleitet werden kann und, was fraglich ist, auch nicht von Buch am Irchel, so sind eben Blutbuchen ueberhaupt an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten vom selbst aufgetreten und das scheint mir das Wahrscheinlichste zu sein.

5. Jedenfalls aber ist die fragliche Buche des Hainleiter Forstes von Ferne nicht die Stammutter sämtlicher Blutbuchen.

Another spontaneous occurrence is mentioned by KIRCHNER, LOEW and SCHROETER in their „Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas“ 1911, p. 33, where they say:

„In der Oberförsterei Rötgen, Reg. Bez. Aachen, ist eine jetzt wohl 10-jährige Blutbuche aus natürlicher Aussaat von einer grünen Buche erhalten worden, obwohl in der ganzen Gegend keine alte Blutbuche vorhanden ist.“

They also mention the interesting fact that the copper beech reaches further North in the Russian Baltic Provinces than the ordinary green beech, which does not thrive anymore in Dorpat, where the copperbeech does well.

Besides *Fagus silvatica* L., three other *Fagus*-linneons are known, an american one: *F. ferruginea* Ait. and two japanese ones: *F. Sieboldii* Endl. and *F. japonica* Maxim.

As far as I know no copper forms are known among these linneons.

The nearest relations of *Fagus* are the *Nothofagi* of the southern Hemisphere, which occur in South America (Chile and Fuegia), in New Zealand, Tasmania and South-Australia.

Within this genus no copperforms were known either, until the beginning of this year when I was so fortunate as to find them on the shore of Lake Wakatipu in the South Island of New Zealand.

THE MODE OF ORIGIN OF THE COPPER BEECH

It results from what has been said, that the copper beech has probably arisen independently at different spots on the continent of Europe.

This however is not absolutely certain. JÄGGI has pointed already to the possibility that the Thuringian tree may have been derived from those of Buch in Switzerland and the Tirol is not so far distant from Switzerland that the copper beeches near Roveredo of which we have no record before the beginning of the 19th century, could not have been derived from those of Buch, as JÄGGI himself states that in 1763 already copper beeches derived from the latter were cultivated in Switzerland. (vide KIRCHNER, LOEW and SCHROETER l.c.). The spontaneous origin of the copper beech near Aachen in the beginning of the 20th century is, it seems to me, very doubtful, as copper beeches were

so frequent everywhere at that time, that the seed from which it arose may have been dropped there by a bird, or carried hence by man, and need not have dropped from any of the ordinary green beeches under which it was found.

The polytope origin of the copper beech, though probable, has consequently not been proved, much less its mode of origin, which, so far, rests on mere assumptions.

The oldest of these assumptions, an entirely imaginary one, is mentioned by SCHEUCHZER in his „Beschreibung der Naturgeschichten des Schweizerlandes“. Theil I, Zürich 1706, on two quarto pages (2 and 3).

It may here be copied from JÄGGI l.c. p. 259.

„Von den rothen Buchen zu Buch“.

„Bey Buch, einem in der Herrschaft Andelfingen Züricher Gebiets liegenden Dorf, auf dem sogenannten Stammberg, stehen unter andern Buch-, Eich- und übrigen Waldbäumen drey Buchen, welche von der gemeinen in Europa bekannten Art darinn abweichen, dass sie ihr buntes Kleid beyzeiten, zu Anfang des Sommers anlegen, und sonderlich um das H. Pfingst-Fäst ein verwunderlich schöne Röthe dem Gesicht vorstellen, so dass die rund in die zwey Stund umher wohnende Bauren dannzumal häufig sich herbey samlen, um von diesen Blut-rothen Bäumen Blätter und Aestlein abzubrechen, und auf den Hüten nacher Hauss zu tragen. . . . In grössere Verwunderung aber sol uns setzen, was die Beywohnere ueber eine so ungewohnte Sach vernüftelen. Sie geben vor, dass vor zeiten fünf, andere vier, Brüder sich unter einander auf eben diesem Platz ermordet, und seyen aus gerechter Verhangnuss Gottes fünf ¹⁾ solche mit Blut besprenge Buchebäume allda aufgewachsen, zu einem währenden Gedenkzeichen einer so gräulichen That. Hierin besteht der Bauren ganze Philosophie, die zum öfteren nicht zu verwerfen. Dies Ohrts aber fehlet ihnen und uns an genugsamer Zeugnuss, diesere Geschichte beglaubt zu machen. Es weiss niemand etwas von der Zeit, wann sich diese Mordgeschichte solle zugetragen haben, oder von den Thätern selbst, oder von andern zur Wahrheit einer Historie nöthigen Umständen. Gleichwohl ist dies gewiss, dass die jetzt (1706) lebende Bauren solche Fabel nicht ersinnet,

¹⁾ JÄGGI adds: KÖLLIKER sah laut seinem Verzeichniss der phanerogamen Gewächse des Kantons Zürich vom Jahre 1839 noch eine, die jetzt (1892) noch existirt, von riesigen Dimensionen, nebst mehreren jüngeren, die aus Samen aufgegangen sein müssen.

sondern von ihren Voreltern als eine Tradition ererbet haben. Und solle hin und wieder in alten Urbarien der rohten Buchen bei Buch Meldung zu finden sein."

Since DE VRIES, it is generally assumed that the copper beech has arisen from the ordinary green one by mutation. But here SCHEUCHZER's criticism: „(es) fehlet uns an genugsamer Zeugnuß diese Geschichte beglaubt zu machen" fits also.

In his Chapter: „Die Entstehung der Arten durch Mutation" DE VRIES states (Mutationstheorie I, p. 138), that by far the greater number of suddenly arisen forms, varieties or subspecies are constant, breed true. Exceptions he ascribes to hybridization.

As such an exception he mentions the Copper beech (l.c. p. 139) of which he says:

„Diese ist je nach dem Standorte, angeblich in sehr wechselndem Grade erblich; die Erblichkeit schwankt von 20—75 % und ist in einigen Fällen eine vollkommene. Da aber die betreffenden Bäume wohl meist zwischen gewöhnlichen Buchen wachsen und selbstverständlich keine künstliche Befruchtung vorliegt, so sind die Samen wohl stets zu einem grösseren oder kleineren Teile von den umwachsenden Bäumen befruchtet. Nur wenn die Blutbuche hinreichend isoliert bleibt, darf man also ihrer Nachkommenschaft eine wirkliche Beweiskraft zu erkennen."

It seems to me however, that pollination by green beeches cannot be the cause of the appearance of green seedlings among the progeny of a copper beech, if that copper beech really did breed true after having been selffertilised. If the red colour of the copperbeech is dominant, as it seems safe to assume, the progeny of that homozygous copper beech should *all* be red, even if it had been pollinated by nothing but pollen of an ordinary green beech.

Moreover it is stated by KIRCHNER, LOEW and SCHROETER l.c. p. 33 that seeds „aus der Mitte der Krone (einer Blutbuche) entnommen, wo die Blüten der Gefahr der Kreuzung mit gewöhnlicher* Buche weniger ausgesetzt sind" give but 20 % of red seedlings. Unless therefore, there is undoubted evidence that true breeding copperbeeches do exist, it seems safe to assume that all our *copperbeeches are hybrids*.

A tree in my garden at Brummen certainly was, as it gave a mixed progeny of green and red seedlings.

But even if all copperbeeches are heterozygous for red, they may

yet owe their origin to mutation as a mutated eggcell or spermcell might have fused with a non-mutated one of the opposite sex.

In other words: the mode of origin of the red-leaved form of *Fagus silvatica* is entirely unknown: doubtless hybrid copper beeches exist, homozygous ones may exist, but whether the first copper beech or the first copper beeches owe their origin to hybridization only or to mutation, we know not.

That DE VRIES assumed mutation as the cause of the origin of the copperbeech was legitimate, as at the time of his writing, nothing would have warranted the assumption of red leaved forms having arisen from the cross of two non-red ones.

Since BATESON and PUNNETT however have shown, that from the cross of two white chickens a *bankiva*-coloured one can arise, or from the cross of two white flowering *Lathyrus odoratus* a form with flowers of the same colour as the prevalent wild one can be got, and since numerous other instances of a similar kind have become known, there is no reason imaginable why a copperbeech should not have arisen from the cross of two green beeches, one of which contained the one, the other the other part of the factors required to form a red cellsap.

Purposely I speak of the one part and of the other part of the factors and not of the one and of the other factor, because KIRCHNER, LOEW and SCHROETER l.c. p. 33 state that „auch Mischfarben treten bei den Sämlungen (of copperbeeches) auf“ which seems to point towards more than one factor causing the red colour.

Consequently there is, so far, no reason whatever to suppose mutation to be the more likely cause of the origin of the copper-beech than hybridization.

The observations, presently to be related, regarding the origin of red-leaved *Nothofagus*-forms, seem however to make the latter assumption, the origin of the copper beech by hybridization, the more likely one of the two.

THE ORIGIN OF RED-LEAVED NOTHOFAGI

Lake Wakatipu is a long narrow glacial lake, twice bent at right angles, in the South Island of New Zealand; the greater part of it lies in the square enclosed by 45° and 46° S. Lat. and 168° and 169° E. Long., the 45° parallel crosses it, at nearly right angles in its upper part. It is 52 miles or 86 kilometers long, while its greatest breadth amounts to 3

miles or not yet 5 K.M., and its greatest depth to 1.242 feet. It lies at an altitude of 1.016 feet above sealevel and is surrounded by higher and lower mountains, the former covered by snow during a considerable part of the year so that the lake reminds one forcibly of some of the Swiss ones. The Lake is reached by rail from Dunedin, which I left on the 28th of April at 5.15 P.M. reaching Gore the same night at 8.53. The next morning was spent at Gore and at 12.45 I met Mr. J. F. FIELD, a ranger of the Forest-service of Invercargill whose services were kindly put at my disposal, to show me different hybrids, those of *Nothofagi* especially, growing around Lake Wakatipu. We reached Kingston at the extreme Southern Point of the lake at 4.30 P.M. of the same day, where we immediately took the steamer for Queenstown, which lies about halfway on the Lake, where we landed at 6.55 P.M.

By leaving Dunedin by an early morning train Queenstown can consequently be reached in a day.

On Thursday April 30 we walked along the shore of the Lake in the direction of Two mile Creek, where COCKAYNE had found so many hybrids, which will be described by him in an article on New Zealand *Nothofagus* hybrids generally, which he kindly has promised to contribute to this journal. Along the shore of the Lake, „the wild Irishman” *Discaria toumatou*, a *Rhamnacea*, is common; it is an excessively spiny shrub, which here, besides pentamerous flowers carries a number of tetramerous ones. The species is endemic in N. Zealand, but the genus is not, it occurs also in S. America and Australia and Tasmania. To those who consider spines to have arisen as a protection to grazing animals the occurrence of the „Wild Irishman” in a country where, before the Europeans introduced them, no grazing animals occurred, may seem surprising, they can however save their opinion by pointing out, that *Discaria toumatou* in all probability has to be derived from another form of that genus which had already developed spines before it reached New Zealand. ¹⁾

However this may be, it is an interesting fact that our *Discaria* has spines, that, if the ancestor from which it arose, had spines also, our derivative retained these spines, although in the absence of grazing animals it had no use for them, while now, after the introduction of such by the settlers, it again profits by them, which may be the cause

¹⁾ The case of the spines on *Carmichaelia Petriei*, a linneon belonging to a genus endemic in New Zealand would however continue to cause them uneasiness.

of its wide distribution and large numbers. That its spines have certainly not arisen as a protection against the introduced cattle, horses and sheep, but that their being already present gave it a considerable amount of protection is certain, and reflection upon this fact may be recommended to too enthusiastic adaptationists. Along the road a good many European plants have found conditions which evidently suited them, they have fully retained their „European” peculiarities, and I observe again how, independent of the environment, many a linneon is composed, practically in the same way, wherever it occurs.

For instance, the same Jordanons of *Capsella bursa pastoris*, which many years ago I collected in Leyden, I have now seen in all parts of Europe, America, New Zealand, Australia and Africa, which I have had the good fortune to visit.

Among the *Discaria*'s we notice a few *Sophora microphylla*, while many *Discaria*'s are overgrown by a *Muehlenbeckia* (*Polygonac.*) or by *Rubus Schmiedelioides*, the latter of which is somewhat frostbitten.

Here and there *Leptospermum scoparium* is in flower; one of these has slightly pink in stead of the usual white flowers, which suggests that *Leptospermum Nicholsii*, a deep pink form of *L. scoparium*, may have arisen from the union of two white flowering specimens, each of which possessed but a part of the set of factors required to form the pink colouring matter. The fact that *Leptospermum Nicholsii* does not breed true, but segregates into a number of forms ranging from white to deep pink concords with this assumption.

After a little while we see, close to the shore of the lake, the first southern beech trees, *Nothofagus cliffortioides* and under them the delicate branches of *Cyathodes acerosa* (*Epacridaceae*) the two forms of which, the one with white, the other with red berries, grow here intermixed. A little later we find the first hybrid *Nothofagus*, a segregate of *Nothofagus fusca* × *cliffortioides*, much nearer to the latter than to the former linneon, with leaves of the shape of those of *cliffortioides* but much larger than these and with an indication of teeth at the margin while *cliffortioides* has an entire leafmargin. The leaves of *N. fusca* on the other hand, are larger than those of *N. cliffortioides* and have their margin distinctly toothed.

On the, so far, almost bare mountain slopes *Nothofagi* now appear, still far a part; between them: *Fuchsia excorticata*, the tree Fuchsia, which can reach the size of a fair appletree, *Coriaria sarmentosa*, *Car-*

podetus serratus, (*Saxifrag.*) *Carmichaelia* spec. (*Legum.*) *Cyathodes acerosa*, *Gaultheria antipoda* with dark purple berries, *Acaenae*, *Olearia arborescens*, (*Compos.*) the ubiquitous *Pteris aquilina*, in a form here called *Pteridium esculentum*, *Aristotelia racemosa* (*Elaeocarpaceae*) *Corokia cotoneaster* (*Cornac.*), then a very peculiar *Nothofagus*, close to *N. cliffortioides* some branches of which carry small almost bullate leaves, with a toothed margin, while the leaves of others are large, smooth and possess an entire margin, evidently a case of vegetative segregation in a hybrid.

We notice further: *Origanum vulgare* (introduced), *Olearia avicenniaefolia* and *O. arborescens*, side by side. The vegetation gradually becomes denser, *Fuchsia excorticata* and *Aristotelia racemosa* increase in numbers, while *Suttonia australis* (*Myrsinac.*) and *Pittosporum tenuifolium* put in an appearance.

From this point, we have a magnificent view on the blue water of the lake oandon the rugged slopes of the „Remarkable Range“ which forms a splendid background for a proud *Eucalyptus globulus* which one has planted on the slope, close to the edge of the lake.

At 10 o'clock we reach. „Two mile Creek“, the importance of which has not been exaggerated by COCKAYNE when he said that this was one of the best spots imaginable to see the influence of hybridization in Nature.

The *Nothofagus*-wood at this point is small, it covers but a few acres and consists of *N. cliffortioides*, *N. fusca*, their hybrids and segregates, the latter in all imaginable combinations of the characters of their parents. This year has evidently been a poor seed-year: the seeds of the „species“ as well as of the hybrids being nearly all empty. At the point, where the shore road enters this little wood, one tree attracts our eye already from a distance; it is a hybrid, in size of the leaves and in the structure of their margin exactly intermediate between *N. cliffortioides* and *N. fusca*, but which contrasts, by its darkgreen foliage — derived from its *cliffortioides* - parent —, conspicuously against a much lighter green *N. fusca* which stands immediately behind it. This contrast is more conspicuous still in the case of a hybrid on the border of the lake, which happens to stand between its parents.

That the hybrids which originated here are able to maintain their ground, results from the fact that one, which we measured, had a stem-diameter of 30 cm. at the level of my breast and was 38 feet high.

The number of segregates in this wood was enormous and much larger than that of the pure parent-„species“.

In this hybrid wood, I noticed: *Pittosporum eugenoides*, *Metrosideros lucida* (Myrtac.), *Cordyline australis*, *Coprosma linearifolia* (Rubiaceae) *Griselinia littoralis* (Cornaceae) and many others. On the *Nothofagi* many *Elythranthe* (Loranthaceae) occur, the seeds of which not only stuck to the branches, but also to the leaves (*Nothofagi* are evergreens) and which sometimes were fixed so exactly in the axilla of a leaf that one might have thought them to be the fruits of the *Nothofagi* themselves.

Not a single red-leaved *Nothofagus* was seen here, nor had any tree old or young, here the reddish tint which green *Nothofagi* attain some times after frost, a point of some importance in connection with what follows.

The next day, Friday May 1st, we departed from Queenstown at 8 a. m. on a small lake-steamer with side-paddles and disembarked at 11 o'clock in Elfin Bay on a high old lake-terrace, a couple of miles in length and about a mile wide. At that end of the terrace which is nearest to Queenstown, there is a small wood in which no other *Nothofagus* than *Nothofagus fusca* occurs and in which, the ranger who accompanies me tells me, there is not the slightest diversity; as our time is limited we did not visit it. At the other end of the terrace however there is a somewhat larger *Nothofagus* wood, in which *N. fusca* and *N. cliffortioides* grow intermingled. Mr. FIELD, the ranger, had visited it some years ago and knew that it contained many hybrids; so we decided to spend the time which was left to us (previously to our visit to this wood we had gone further inland to study the hybrids of *Aristotelia racemosa* × *A. fruticosa* and their segregates) in this wood, although we did not expect to find anything of special importance there after the fine hybrids between these two linneons and their segregates which we had seen yesterday at „Two mile Creek". Just as we expected, we at first did not find much else than what we had observed yesterday already, except very old F₁ hybrids, one of which had a stem-diameter of 90 cm. and a height of 45 feet, and segregates showing all kind of combinations of the parental characters. *Elythranthe* (Loranthaceae) is very common here, not only on both parent-species but also on the hybrids and on their segregates. At the border of this wood there is much regeneration, consisting of young trees of about 2 M. height. Among these a few red-leaved forms of *Nothofagus fusca* and one very close to *N. cliffortioides* were discovered. For the former I propose, in honour of Dr. COCKAYNE the name *N. Cockayana*, while I beg leave to name the latter *N. Catharinae* after Mrs. LOTSY. Besides these two kinds of

copper-beeches a large number of *N. fusca* here showed a few branches with red autumn leaves, while among the young plants there were many transitions between the dark red ones mentioned and the ordinary green ones. As some *N. fusca* show red leaves on some branches in the autumn, and as nearly all show some red along the veins, as it is furthermore known, that some *N. cliffortioides* at high elevations also turn red after frost, there is no reason whatever to ascribe the origin of the copper Southern beeches to mutation. The power to form anthocyan to a limited degree is already present in the case of both parents so that the copper ones may be assumed to owe their red colour to an accumulation by hybridization of — probably more than two — factors for the formation of anthocyan.

The month of May is, at this elevation, in New Zealand, already the beginning of the autumn. It is therefore not certain that the copper southern beeches, here described for the first time, will retain their brilliant red colour during the whole of the summer, but this does not affect the principle, as the European copperbeech also is greatly subjected to modification by external circumstances in the amount of red colouring matter produced. Whether the N. Zealand copperbeeches retain their red colour throughout the summer or not, will soon be known as, at my request, Mr. J. S. THOMSON and Mr. A. W. THOMSON have dug out the copper beeches of Elfin Bay and transplanted them in their gardens at Dunedin, because it was to be feared that they would eventually be destroyed at their birthplace by trippers. The study of the origin of the N. Zealand copper-beeches has of course this advantage over that of the European ones, that we know with certainty that the former arose, but a few years ago, at the spot where we found them, while the origin of the European copper beeches lies so far back that nobody could testify as to their place or time of birth. The only possible exception would be formed by the young copper-beech in the forest near Aachen, were it not, that this one may — as pointed out — have sprouted from the seed of a copperbeech which accidentally got there. In the case of the N. Z. copperbeeches at Elfin Bay this possibility is absolutely excluded: there is not a single old copper *Nothofagus* present there nor is any known from any other part of New Zealand.

These copper *Nothofagi*, and other segregates of the cross *N. fusca* × *cliffortioides* have been presented by me to the Rijksherbarium at Leyden.

THE GENOTYPIC CHARACTER OF SOME ABERRANT FORMS OF LAMIUM

by

M. J. SIRKS, (Wageningen)

Modern systematists begin to realize that the genotypic constitution of the various forms within the Linnean species, should no longer be

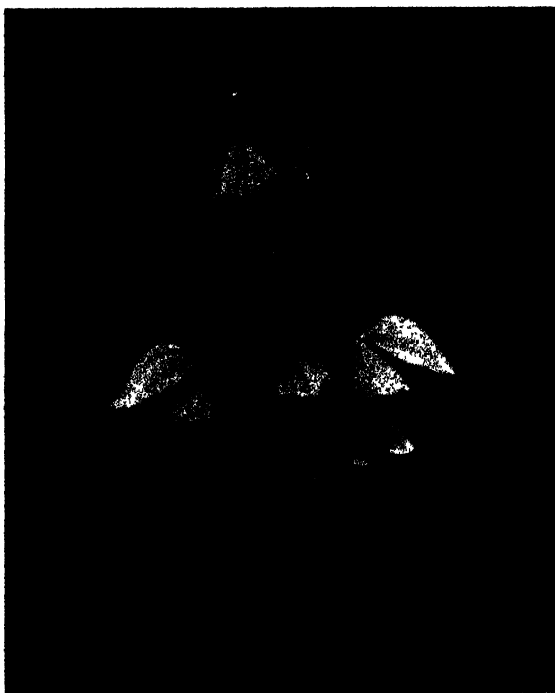


FIG. 1 to 4. Succeeding stages in the development of
the peloric topflower.

neglected. Their taxonomic value should be determined by the results

obtained by the geneticist, whose studies allow him not only to separate mere modifications from transmissible characters but also to determine the relations which exist between the „normal” and the „abnormal” form, between the „species” and the „variety”. Previous studies have brought to light the diversity existing within such Linnean species as *Chrysanthemum Leucanthemum* and *Linaria vulgaris*, the present article extends them to *Lamium album* and *Lamium macu-*



Fig. 2.

latum, chosen because they are considered to be rather uniform species (cf. BRIQUET 1893, p. 305 sqq.). In the summer of 1922 Mr. J. JANSEN of Malden near Nymegen sent me two aberrant plants of *Lamium album* and one of *Lamium maculatum* which he had found growing wild in that part of Guelderland.

One of the two forms of *Lamium album* was characterized by the presence of a peloric topflower in the centre of the inflorescence, the other by stamens protruding between the upper and the lower lip of the

flowers, while still in bud. The abnormal plant of *Lamium maculatum* differed from the type by the very small median lobe of its lower lip. These three forms were used to study the inheritance of these abnormalities; they were selfed and crossed with normal plants in the years 1922—1924; their F_1 -generations were bred in 1922, 1923 and 1924; F_2 -generations and backcrosses between F_1 -plants and the aberrant forms were grown in 1923 and 1924. Plants of *Lamium* grow very easily; if sown under glass in the first half of October one can obtain well-

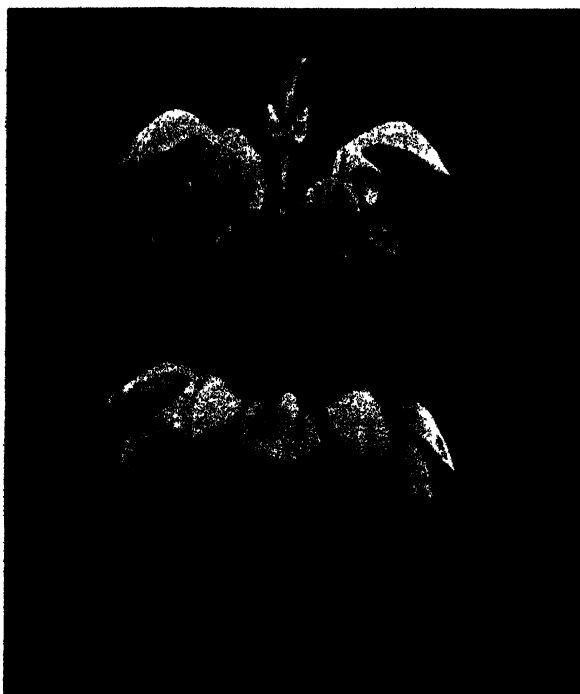


Fig. 3.

developed plantlets which, as a rule, survive the winter and begin to flower in May of the next year. The germination of the seeds gives no difficulty; the only drawback to working with *Lamium* is, that although the plants are fully selffertile, they yet require artificial pollination and that each pollination produces only four seeds; so that the way to obtain a somewhat numerous posterity is a rather laborious one.

I. *Lamium album* with peloric topflowers.

This peculiar form of the white dead-nettle, described already in 1875 by v. FREYHOLD, cannot be distinguished from the common type before it begins to develop its first flowers. The „normal” plant produces zygomorphic flowers only; beginning with the two median flowers in the halves of the lowest false whorl, the flowering proceeds in this whorl as well as in the higher ones centrifugally while the latter develop gradually and before the uppermost whorls are visible. The pelo-

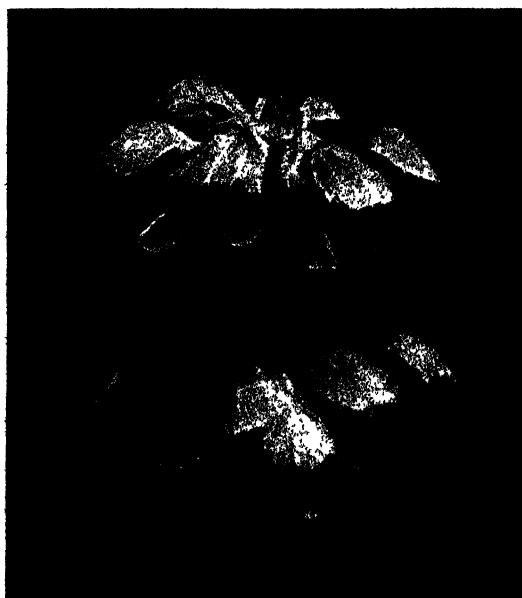


Fig. 4.

ric topflower of the „abnormal” individuals however opens very early in the centre of the upper false whorl and is soon followed by the median flowers of the lowest false whorl. The stages of development of such a peloric topflower among the other flowers of the inflorescence is clearly shown by figures 1 to 4.

The normal plants produce mostly four or five false whorls before the growth of the stem diminishes and subsequently stops; the stems of the peloric form develop no more than two or three false whorls. The non-peloric plants develop new inflorescences during the whole season

from April to October; those formed after the middle of July however are less well developed and much weaker than the earlier ones. The peloric individuals behave in the same way; the three to seven principal stems, formed in the first half of the year, are very strong and always bear well-developed peloric topflowers; the buds, produced in later months do not grow out to strong stems and as they remain thin and weak, their upper false whorls in most cases degenerate, so that the difference between normal and peloric plants can no longer be seen. Thus it seems, that the formation of peloric topflowers depends on certain inner circumstances; the nature of this influence is, however, at present wholly unknown.

In his classical papers on peloria PEYMITSCH (1869, 1870, 1877) assumes that external circumstances (light, gravity) alone cause the formation of peloria; VECHTING (1898, p. 475) however said: „Sonach deutet alles daraufhin, dass nicht äussere Bedingungen wie die angeführten, die Bildung der Anomalien an unserer Pflanze hervorrufen; sondern dass diese auf die Wirkung innerer Ursachen beruhen, solcher, die mit der Constitution der Species gegeben sind.“ Up to the present moment the cause or causes of the development of peloric topflowers, is still very unclear (SIRKS, 1915). The peculiar behaviour of our *Lamia*, as described, makes it necessary to examine the plants in the first month of their flowering season, while the normal individuals bear their well-developed inflorescences and the peloric ones still produce their well-developed peloric topflowers.

The peloric topflower itself is rather variable; in the „ideal“ form, the flower consists of five sepals, a rather regular, slightly bilateral-symmetric tubular corolla with five small lobes and five stamens, around a regular tetramerous ovary. Figure 5 shows the differences between both forms of flowers. The number of parts, constituting the three outer verticils, however varies more or less; it may be 5 or 4. The most frequent combination is calyx 5, corolla 5 and stamens 5; the other combinations are less frequent, especially those with calyx 4, the combination 4, 4, 4 excepted. Even on the same individual the construction of the flowers varies; as is shown in table II and in figure 6, there is a marked difference between the first and the later inflorescences of the same plant. On all peloric plants of my cultures I counted the numbers of the parts of the calyx and of the corolla and the number of the stamens in the first and in the third inflorescences; in the first ones

the frequency of „ideal” pelorics is considerably greater than in the third inflorescences, while in these latter the peloric topflowers are

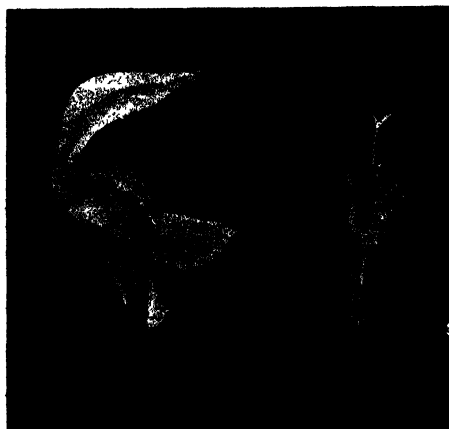


FIG. 5. Zygomorphic and ideal peloric flower ($\times 2$).

less complete in many cases. So the age of the plant which has an influence on the formation of the peloric topflower, also influences the equipment of this flower, when it is formed.

The genotypic character of this aberrant form was studied 1) by selfing, 2) by crossing it with normal individuals, 3) by selfing F_1 -individuals and by subsequently growing the F_2 and 4) by backcrossing the F_1 -plants with the peloric form. The results are tabu-

lated in table I.

By selfing the original individual no. 1231 I obtained in three seasons a posterity of 268 individuals, all of which were

pelorics.

As „normal” parents two plants A and B, found near Wageningen, were used and they were selfed during three seasons, giving 219 and 266 descendants, all normals.

Crosses were made between the original peloric plant 1231 and both normal plants A and B in both re-

ciprocal ways; these crosses produced during 1922—1924 1106 individuals, all normals so that the recessive character of the peloric form was established.

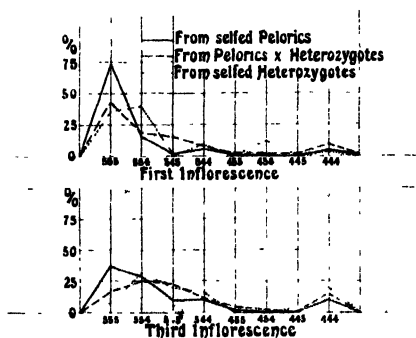


FIG. 6. Frequency of various peloric forms in first and third inflorescences on plants of different origin.

F_2 -generations and F_1 -R-backcrosses were grown from 5 F_1 -individuals and brought a marked difference between these five F_1 -plants to light. One gave in F_2 286 normals and 19 pelorics, while its backcrosses with the recessive parent produced 285 normals against 96 pelorics; the second gave in F_2 283: 4 and in F_1 -R 390: 53; the third one in F_2 269 normals: 1 peloric and in F_1 -R 361 n: 27 p.; the fourth produced in F_1 318 normals and 1 peloric, in the backcrosses 355: 27, while the fifth gave a wholly uniform normal F_2 -generation of 275 individuals and produced in the backcrosses 349 normals and 17 pelorics. From these proportions, it must be concluded that the first plant was heterozygous for two multiple factors, segregating in F_2 according to 15: 1 (or 285 15/16 : 19 1/16) and in F_1 -R as 3: 1 (or 285³/₄ : 95¹/₄); the second one appeared to be heterozygous in three multiple factors, splitting up in F_2 according to 63: 1 (or 282 33/64 : 4 31/64) and in F_1 -R as 7: 1 (or 387³/₈ : 55⁵/₈); the third and the fourth plants were heterozygous in four multiple factors, as they segregated in F_2 in the proportion 255: 1 and in F_1 -R in the proportion 15: 1, while the number of polymeric factors of the fifth plant remained uncertain on account of the absence of segregation in the F_2 -generation, while the segregation in F_1 -R was found to be lying between 15: 1 and 31: 1, the theoretical proportions for four and for five multiple factors.

Nevertheless the proportions, obtained in these F_2 - and F_1 -R-generations fully support the conclusions, 1) that a number of dominant multiple factors, each of them producing the normal form of inflorescence, may be present in normal plants, 2) that this number in the original normal parents was four at least, possibly five or even more, and 3) that the normal parents, used in my researches, were heterozygous in at least two of these factors, because if these multiple factors are called A, B, C, and D, the original peloric plant was aabbccdd, so that the normal parents must have been of the constitution AABBCcDd. The F_1 -individuals resulting from the cross of these normal individuals with the recessive peloric ones, may therefore have had of one of these four constitutions:

- 1) AaBbccdd (heterozygous in two multiple factors)
- 2) AaBbCcdd (heterozygous in three multiple factors)
- 3) AaBbccDd (heterozygous in three multiple factors)
- 4) AaBbCcDd (heterozygous in four multiple factors).

In my cultures the first case was realised by the first plant, mentioned above; the second or the third case by the second plant; and the fourth case by the third, the fourth and possibly also by the fifth plant.

While these segregations, though complicated by the presence of multiple factors, are strictly mendelian, there is a striking phenomenon, which throws doubt on the genotypical identity of the peloric descendants. As I mentioned above, the number of parts, constituting calyx, corolla and stamens, were counted in the first and in the third inflorescence of all peloric descendants, that took their origin in my cultures; the differences between the first and the third inflorescences were then discussed. There is however still another difference, that appears when the peloric descendants are grouped into three groups: 1) descendants from selfed pelorics; 2) descendants from the crosses pelorics \times heterozygous parents and 3) descendants from selfed heterozygous parents. (tables IIA, IIB, IIC and figure 6). If now the first inflorescences of the pelorics of these groups are considered separately, we see that in descendants from selfed pelorics the peloric top-flowers are more frequently of the „ideal” type (calyx 5, corolla 5, stamens 5), viz. 72.4 %, than those from the second group (43.2 %) and still more so than those from the third group (36 %); and the same difference is found, when the third inflorescences are compared (1st. group 36.6 %; 2nd group 16.9% and 3rd group 8%). It may be, that this peculiar result is due to chance only, but as the total number of plants in each group (268, 220 and 25) was rather considerable, I feel more inclined to conclude, that the peloric plants, though all recessives in regard to the main multiple factor for normal form of flower, are not all identical in other, minor, factors which cause less obvious differences in the construction of the flowers. A special research into the genetics of these minor factors must give further information about their nature.

II. *Lamium album* with protruding stamens.

The second form of *Lamium album*, investigated, was distinguished by an irregularity in the development of the flowers. As the corolla is somewhat smaller than in the normal flower, there is a disharmony between the lengthening of the stamens and the growth of the corollar lobes. The result of this disharmony is the appearance of the anthers

at the sides between the lips, because these lips are pushed apart by the growing stamens. Subsequently the corolla accelerates its growth, so that in the full-grown flower there is no difference with the normal flowers, the somewhat smaller dimensions of the corolla excepted (cf. fig. 7).

The genotypic character of this aberrant form is very similar to that

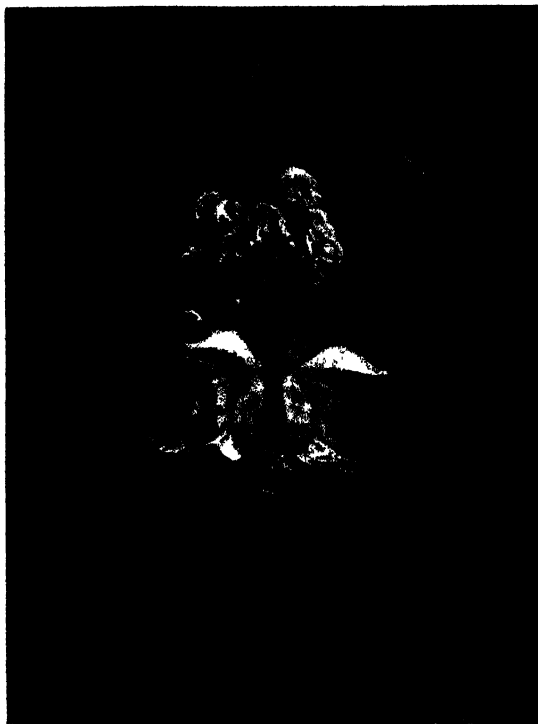


FIG. 7 *Lamium album* with protruding stamens.

of the peloric type. The results of my cultures are summarized in table III; they indicate that the progeny grown from the selfed abnormal parent, is constant; the F_1 -generations, which included 284 individuals, are all normals, so that the aberrant form is the recessive one; from two F_1 -plants the F_2 -generations and the F_1 -R-progenies were grown and these segregated the one in the ratio 255 : 1 in the F_2 and 15 : 1 in the F_1 -R-generation; the other in the proportion 15 : 1 in F_2 and

3 : 1 in the F_1 -R-backcross. This points to the presence of at least four multiple factors in the original normal parent; two of these must have been in a heterozygous state, so that one of the F_1 -individuals could obtain all the four multiple factors, the other only two of them.

III. *Lamium maculatum* with small lower lip.

Among normal individuals of *Lamium maculatum* var. *rugosum*



FIG. 8. *Lamium maculatum* with small lower lip.

(BRIQUET, 1893, p. 310), which is rather scarce in our country, a plant was found by Mr. JANSEN, conspicuous by the lower lips of the flower, being reduced to a small lobe.

Other differences were not observed. This aberrant form of *L. maculatum* seems to have been described by MUTEL (1836, p. 25) who regarded it as a different species *L. Grenieri*. The dimensions of this small lip were somewhat variable, but the aberrant form could be distinguished very easily from the normal type of *L. maculatum*. From

the genetical point of view the aberration is of no special interest; as table IV shows in a clear way, the descendance of this *Grenieri*-type was wholly uniform and true to this type; in the F_1 -generations, the normal type proved to be dominant, while both the F_1 -generations, and the backcrosses, produced full evidence for the unifactorial character of the abnormality.

LITERATURE

- BRIQUET, J., 1893. — Les Labiées des Alpes maritimes. Etudes monographiques. Partie II (Genève-Bale. Georg et Cie. 1893).
- FREYHOLD, E. v., 1875. — Beiträge zur Pelorienkunde (Diss. Strassburg. 1875. 69 pp.).
- MUTEL, A., 1836. — Flore française destinée aux herborisations ou description succincte des plantes etc. Vol. III (Paris, Levrault, 1836).
- PEYRITSCH, J., 1869. — Ueber Pelorien bei Labiaten. (Sitzungsber. K. K. Akad. Wiss. Wien. LX. 1869. p. 343—366).
- PEYRITSCH, J., 1870. — Ueber Pelorien bei Labiaten. II. (Sitzungsber. K. K. Akad. Wiss. Wien. LXII. 1870. p. 497—523).
- PEYRITSCH, J., 1877. — Untersuchungen über die Aetiologie pelorischer Blütenbildungen. (Denkschr. K. K. Akad. Wiss. Wien. XXXVIII. 1877. p. 109—160).
- SIRKS, M. J., 1915. — La nature de la Pélorie. (Arch. néerl. Sc. ex. et nat. Série IIIB. T. II. p. 239—283).
- VÖCHTING, H., 1898. — Ueber ~~B~~rethenanomalien. Statistische, morphologische und experimentelle Untersuchungen. (Pringsh. Jahrb. wiss. Bot. XXXL 1898. p. 319—510).

TABLE I. LAMIAM ALBUM WITH PELORIC TOPFLOWER

Parents	Year	Pedigree number	Number of flowers	Number of seeds	Number of plants	Normal	Peloric
1922 1231 peloric selfed	1922	1235	26	96	95	—	95
	1923	561	31	119	116	—	116
	1924	623	17	61	57	—	57
				Sum	268	—	268
1922 A normal selfed	1922	1236	19	71	69	69	—
	1923	562	23	86	83	83	—
	1924	624	19	72	67	67	—
				Sum	219	219	—
1922 B normal selfed	1922	1237	21	80	77	77	—
	1923	563	24	91	85	85	—
	1924	625	32	111	104	104	—
				Sum	266	266	—
1922 1231 × A. F ₁	1922	1238	12	36	33	33	—
	1923	564	35	127	120	120	—
	1924	626	38	132	124	124	—
				Sum	277	277	—
1922 1231 × B. F ₁	1922	1239	17	61	58	58	—
	1923	565	37	131	119	119	—
	1924	627	34	123	112	112	—
				Sum	289	289	—
1922 A × 1231 F ₁	1922	1240	9	31	26	26	—
	1923	566	34	125	118	118	—
	1924	628	35	130	121	121	—
				Sum	265	265	—
1922 B × 1231 F ₁	1922	1241	11	39	36	36	—
	1923	567	38	135	129	129	—
	1924	629	31	117	110	110	—
				Sum	275	275	—
Total of F ₁ -Generation					1106	1106	—

TABLE I. (continued)

Parents	Year	Pedigree number	Number of flowers	Number of seeds	Number of plants	Normal	Peloric	
1922 1238 1 selfed	1923	568	43	159	151	151	—	255 : 1
	1924	630	48	179	168	167	1	
				Sum	319	318	1	
1922 1238 1 \times 1231	1923	569	29	109	101	93	8	
	1924	631	38	140	129	120	9	
				Sum	230	213	17	
1922 1231 \times 1238 1	1923	570	17	61	59	53	6	
	1924	632	26	99	93	89	4	
				Sum	152	142	10	
Total of backcrosses					382	355	27	15 : 1
1922 1238 2 selfed	1923	571	50	188	177	164	13	15 : 1
	1924	633	37	139	128	122	6	
				Sum	305	286	19	
1922 1238 2 \times 1231	1923	572	24	87	81	59	22	
	1924	634	31	116	112	88	24	
				Sum	193	147	46	
1922 1231 \times 1238 2	1923	573	36	135	127	95	32	
	1924	635	19	68	61	43	18	
				Sum	188	138	50	
Total of backcrosses					381	285	96	3 : 1
1922 1238 3 selfed	1923	574	41	147	134	134	—	255 : 1 or 1023 : 1
	1924	636	42	156	141	141	—	
				Sum	275	275	—	
1922 1238 3 \times 1231	1923	575	29	109	96	91	5	
	1924	637	27	93	81	77	4	
				Sum	177	168	9	

TABLE I. (continued)

Parents	Year	Pedigree number	Number of flowers	Number of seeds	Number of plants	Normal	Pelorio	
1922 1231 \times 1238 3	1923	576	30	102	97	94	3	
	1924	638	28	100	92	87	5	
				Sum	189	181	8	
	Total of backcrosses				366	349	17	15 : 1 or 31 : 1
1922 1240 1 selfed	1923	577	37	134	125	123	2	
	1924	639	46	171	162	160	2	
				Sum	287	283	4	63 : 1
1922 1240 1 \times 1231	1923	578	28	101	95	82	13	
	1924	640	34	125	120	107	13	
				Sum	215	189	26	
1922 1231 \times 1240 1	1923	579	37	130	121	104	17	
	1924	641	32	115	107	97	10	
				Sum	228	201	27	
	Total of backcrosses				443	390	53	7 : 1
1922 1240 2 selfed	1923	580	27	103	98	98	—	
	1924	642	50	181	172	171	1	
				Sum	270	269	1	255 : 1
1922 1240 2 \times 1231	1923	581	34	129	122	116	6	
	1924	643	31	111	102	93	9	
				Sum	224	209	15	
1922 1231 \times 1240 2	1923	582	38	135	120	110	10	
	1924	644	16	51	44	42	2	
				Sum	164	152	12	
	Total of backcrosses				388	361	27	15 : 1

TABLE IIA. PELORICS FROM SELFED PELORICS

					Calyx	5	5	5	5	4	4	4	4
					Corolla	5	5	4	4	5	5	4	4
					Stamens	5	4	5	4	5	4	5	4
Parents	Year	Pedigree number	Number of plants	Infl.									
1922 1231 selfed	1922	1235	95	1st	68	13	—	8	—	—	—	—	6
				3rd	35	22	9	15	—	—	—	—	4
	1923	561	116	1st	87	19	1	4	—	—	—	—	5
				3rd	43	31	7	13	4	2	1	—	15
	1924	523	57	1st	39	11	2	3	1	—	—	—	1
				3rd	20	23	10	1	1	—	—	—	2
		Sum	268	1st	194	43	3	15	1	—	—	—	12
				3rd	98	76	26	29	5	2	1	—	31
	In perc.	100		1st	72.4	16.0	1.1	5.6	0.4	0.0	0.0	—	4.5
				3rd	36.6	28.3	9.7	10.8	1.9	0.7	0.4	—	11.6

TABLE IIB. PELORICS FROM PELORICS \times HETEROZYGOUS PARENTS

					Calyx	5	5	5	5	4	4	4	4
					Corolla	5	5	4	4	5	5	4	4
					Stamens	5	4	5	4	5	4	5	4
Parents	Year	Pedigree number	Number of plants	Infl.									
1922 1238 1 \times 1231	1923	569	8	1st	5	2	1	—	—	—	—	—	—
				3rd	2	2	3	—	—	—	—	—	1
	1924	631	9	1st	5	2	1	—	—	—	—	—	1
				3rd	3	2	3	—	—	—	—	—	1
1922 1231 \times 1238 1	1923	570	6	1st	4	1	—	1	—	—	—	—	—
				3rd	1	2	—	2	1	—	—	—	—
	1924	632	4	1st	2	1	—	—	—	1	—	—	—
				3rd	—	1	1	2	—	—	—	—	—

TABLE II B. (continued)

Parents	Year	Pedigree number	Number of plants	Infl.								
1922 1238 2 × 1231	1923	572	22	1st	10	5	4	1	—	1	—	1
				3rd	3	7	6	2	—	2	1	1
	1924	634	24	1st	11	4	7	1	1	—	—	—
				3rd	6	6	5	3	1	—	—	3
1922 1231 × 1238 2	1923	973	32	1st	14	8	5	1	1	—	1	2
				3rd	7	11	9	2	—	1	—	2
	1924	635	18	1st	8	3	4	1	—	1	—	1
				3rd	5	4	4	2	—	—	—	3
1922 1238 3 × 1231	1923	575	5	1st	1	1	—	1	—	1	—	1
				3rd	—	1	1	—	—	1	—	2
	1924	637	3	1st	—	1	—	1	—	—	—	1
				3rd	—	—	—	—	1	1	—	1
1922 1231 × 1238 3	1923	576	3	1st	1	—	—	1	—	—	—	1
				3rd	—	1	—	—	—	—	—	2
	1924	638	6	1st	3	1	—	—	1	—	—	1
				3rd	1	2	—	—	2	—	—	1
1922 1240 1 × 1231	1923	578	13	1st	4	2	3	1	1	—	—	2
				3rd	1	3	4	2	—	1	—	2
	1924	640	13	1st	5	1	4	2	—	—	—	1
				3rd	2	—	3	4	2	—	—	2
1922 1231 × 1240 1	1923	579	17	1st	7	4	3	—	—	—	—	3
				3rd	2	4	5	1	1	—	—	4
	1924	641	10	1st	3	1	2	1	1	—	1	1
				3rd	—	2	3	—	2	—	1	2
1922 1240 2 × 1231	1923	581	6	1st	3	1	—	1	—	—	—	1
				3rd	1	2	—	2	—	—	—	1
	1924	643	9	1st	4	1	—	2	—	—	1	1
				3rd	1	3	—	3	—	—	—	2
1922 1231 × 1240 2	1923	582	10	1st	4	1	1	1	—	—	1	2
				3rd	2	3	2	—	—	—	—	3
	1924	644	2	1st	1	—	—	1	—	—	—	—
				3rd	—	—	1	—	1	—	—	—
		Sum	220	1st	95	40	35	17	5	4	4	20
				3rd	37	56	50	25	11	6	2	33
	In perc.	100		1st	43.2	18.2	15.9	7.7	2.3	1.8	1.8	9.1
				3rd	6.9	25.4	22.7	11.4	5.0	2.7	0.9	15.0

TABLE IIC. PELORICS FROM SELFED HETEROZYGOUS PARENTS

					Calyx	5	5	5	5	4	4	4	4
					Corolla	5	5	4	4	5	5	4	4
					Stamens	5	4	5	4	5	4	5	4
Parents	Year	Pedigree number	Number of plants	Infl.									
1922 1238 1 selfed	1924	630	1	1st	1	—	—	—	—	—	—	—	—
				3rd	—	—	1	—	—	—	—	—	—
1922 1238 2 selfed	1923	571	13	1st	5	7	—	1	—	—	—	—	—
				3rd	2	6	1	3	—	—	—	—	1
	1924	633	6	1st	2	1	—	1	—	1	—	—	1
				3rd	—	1	2	1	—	—	—	—	2
1922 1240 1 selfed	1923	277	2	1st	1	—	—	—	—	—	—	—	1
				3rd	—	—	1	—	—	—	—	—	1
	1924	639	2	1st	—	1	—	—	—	1	—	—	—
				3rd	—	1	—	—	—	—	—	—	1
1922 1240 2 selfed	1924	642	1	1st	—	1	—	—	—	—	—	—	—
				3rd	—	—	—	—	—	—	1	—	—
		Sum	25	1st	9	10	—	2	—	3	—	—	1
				3rd	2	8	5	4	—	—	1	—	5
	In perc.	100	1st	36	40	7	8	—	12	0	—	—	4
			3rd	8	32	20	16	—	—	4	—	—	20

TABLE III. LAMIAM ALBUM WITH PROTRUDING STAMENS

Parents	Year	Pedigree number	Number of flowers	Number of seeds	Number of plants	Normal	Protr. stamens	
1922 1232 protr st selfed	1922	1242	19	71	68	—	68	
	1923	583	27	97	94	—	94	
	1924	645	33	121	113	—	113	
				Sum	275	—	275	
1922 A normal selfed	1922	1236	19	71	69	69	—	
	1923	562	23	86	83	83	—	
	1924	624	19	72	67	67	—	
				Sum	219	219	—	
1922 1232 × A F ₁	1922	1243	25	90	84	84	—	
	1923	584	23	83	80	80	—	
	1924	646	38	131	120	120	—	
				Sum	284	284	—	
1922 1243 1 selfed	1923	585	32	119	114	114	—	
	1924	647	31	112	103	103	—	
				Sum	217	217	—	255 : 1
1922 1243 1 × 1232	1923	586	27	101	94	90	4	
	1924	648	43	159	151	138	13	
				Sum	245	228	17	
1922 1232 × 1243 1	1923	287	38	131	121	112	9	
	1924	649	34	120	109	105	4	
				Sum	230	217	13	
				Total of backcrosses	475	445	30	15 : 1
1922 1243 2 selfed	1923	588	15	51	44	40	4	
	1924	650	29	103	92	87	5	
				Sum	136	127	9	15 : 1
1922 1243 2 × 1232	1923	589	21	75	67	52	15	
	1924	651	38	131	122	86	36	
				Sum	189	138	51	
1922 1232 × 1243 2	1923	590	35	129	118	92	26	
	1924	652	42	152	140	109	31	
				Sum	258	201	57	
				Total of backcrosses	447	339	108	3 : 1

TABLE IV. LAMIAM MACULATUM WITH SMALL LOWER LIP

Parents	Year	Pedigree number	Number of flowers	Number of seeds	Number of plants	Normals	Small lips	
1922 1233 small lips	1922	1244	13	43	39	—	39	
	1923	591	41	152	147	—	147	
	1924	653	34	131	124	—	124	
				Sum	310	—	310	
1922 C normal selfed	1922	1245	9	31	28	28	—	
	1923	592	37	131	127	127	—	
	1924	564	48	180	171	171	—	
				Sum	326	326	—	
1922 1233 \times C F ₁	1922	1246	7	25	21	21	—	
	1923	593	43	171	154	154	—	
	1924	655	34	128	121	121	—	
				Sum	296	296	—	
1922 C \times 1233 F ₁	1922	1247	11	38	34	34	—	
	1923	594	36	136	131	131	—	
	1924	656	42	161	154	154	—	
				Sum	319	319	—	
				Total of F ₁ -Generations	615	615	—	
1922 1246 1 selfed	1923	595	33	124	118	86	32	
	1924	657	47	180	171	132	39	
				Sum	289	218	71	3 : 1
1922 1246 1 \times 1233	1923	596	35	127	122	68	54	
	1924	658	44	165	159	76	83	
				Sum	281	144	137	
1922 1233 \times 1246 1	1923	597	34	129	119	56	63	
	1924	659	49	185	173	88	85	
				Sum	292	144	148	
				Total of backcrosses	573	288	285	1 : 1

TABLE IV. (continued)

Parents	Year	Pedigree number	Number of flowers	Number of seeds	Number of plants	Normals	Small lips	
1922 1246 2 selfed	1923	598	41	153	146	106	40	3 : 1
	1924	660	32	121	112	89	23	
				Sum	258	195	63	
1922 1246 2 × 1233	1923	599	29	109	100	48	52	
	1924	661	31	141	135	66	69	
				Sum	235	114	121	
1922 1233 × 1246 2	1923	600	34	129	122	64	58	
	1924	662	45	168	159	75	84	
				Sum	281	139	142	
Total of backcrosses					516	253	263	1 : 1
1922 1246 3 selfed	1923	601	36	135	128	95	33	3 : 1
	1924	663	35	128	119	92	27	
				Sum	247	187	60	
1922 1246 3 × 1233	1923	602	24	89	82	38	44	
	1924	664	38	143	135	69	66	
				Sum	217	107	110	
1922 1233 × 1246 3	1923	603	42	157	151	78	73	
	1924	665	45	171	162	82	80	
				Sum	313	160	153	
Total of backcrosses					530	267	263	1 : 1
1922 1247 1 selfed	1923	604	31	111	102	78	24	3 : 1
	1924	666	27	99	91	68	23	
				Sum	193	146	47	
1922 1247 1 × 1233	1923	605	42	154	145	75	70	
	1924	667	34	127	120	57	63	
				Sum	265	132	133	
1922 1233 × 1247 1	1923	606	35	131	122	65	57	
	1924	668	38	143	134	64	70	
				Sum	256	129	127	
Total of backcrosses					521	261	260	1 : 1

EVIDENCE AS TO THE CAUSE OF SO-CALLED MUTATIONS IN *DROSOPHILA* ¹⁾

by

E. C. JEFFREY AND G. C. HICKS

(Received July 28, 1925)

The phenomenon of the saltatory origin of species has been much in the biological foreground during the past two decades. The earlier interest in this subject centered around Lamarck's evening primrose, *Oenothera lamarckiana*, a form which apparently was first recognized and named in the Jardin des Plantes of Paris at the beginning of the last century. More recently botanical interest has been centered about the Boston Fern and *Datura* as examples of mutation. On the zoölogical side, *Drosophila melanogaster*, an extremely variable species has furnished the great bulk of evidence in favor of the instant or saltatory origin of species. The observations in *Drosophila* are much facilitated by the very abbreviated life cycle of this minute dipterous insect. It is possible in the course of a few weeks to breed as many generations. This fact has made *Drosophila* of particular interest and value to the geneticist, and in American laboratories, at any rate, it is of universal use in connection with studies on Mendelian and other genetical principles or hypotheses.

An interesting feature of the study of mutation so called in plants and animals has been the attempt to attach certain heritable characters to definite chromosomes, or even regions of chromosomes, as for example in the case of *Drosophila*. With the appearance of this tendency has arisen a new interest in cytology and the past five years have seen the appearance of many new general works on cytology, and new editions of older ones greatly enlarged and extended. This movement has been

¹⁾ Contributions from the Laboratories of Plant Morphology, Harvard University.

altogether happy because it has brought genetics back once more to fundamentals. Obviously the capacity to breed true is not of fundamental importance, since many known hybrids act in this way. Further many known hybrids are able to give rise to mutants precisely as is the case with *Oenothera* and *Drosophila*. It follows, of course, that we must focus our attention on something deeper and more fundamental than the physiological side of living beings. Since structures, although in the first place undoubtedly related to physiological necessities, change much more slowly than the functions which they perform, we are obviously more likely to arrive at the real situation by the study of structure than by that of function alone. Naturally function and structure should not be divorced as too often happens in the investigations of the present time.

It is the intention of the present article to emphasize the fact that a cytological study of *Drosophila* throws more light on the origin of the so-called process of mutation in *D. melanogaster* than does any other kind of evidence. The reader will probably be of the opinion that it is precisely along cytological lines that *Drosophila* has been most thoroughly studied. The works of MORGAN, METZ, BRIDGES and a number of others have supplied us with a large amount of information in regard to the somatic mitoses of the species under discussion. The diagrams of the chromosome equipment of the male and female *D. melanogaster* and of other species of *Drosophila* are present in all genetical text books. In one crucial respect however, the cytology of this much investigated species is very inadequately known. Miss STEVENS is the only one who has really published any illustrations of the reproductive and meiotic mitoses in this species. Her figures are extremely bizarre and were made from crushed or smeared preparations stained with aceto-carmin on the slide. After examining upwards of two thousand individuals during the course of a year, she came to the conclusion that there was still much to be known in regard to this all-important field. Very recently MORGAN has called attention in his general statement in regard to the genetics of *Drosophila* to the lack of information concerning the reduction divisions in this species, and the even greater difficulty of interpreting them.

1) N. M. Stevens, A Study of the Germ Cells of Certain Diptera, with Reference to the Heterochromosomes and the Phenomena of Synapsis, J. of Exp. Zool. Vol. V, 1907—8.

The cytological difficulties in the case of this much studied species depend on the small and tortuous form of the gonads, and the difficulty of proper fixation, owing to the impervious integument of the pupae and the envelopment of the reproductive organ in a cover of fat cells. The aqueous preserving solutions, which are ordinarily used for fixation of tissues in plants and animals, are unable to penetrate in the case of *Drosophila* for reasons described above. An ideal fixative in this instance must be one which will penetrate rapidly and which will dissolve fat. CARNOY's alcohol-chloroform-acetic mixture has proved most valuable in this respect. The chloroform enables it to pass the barrier of the fat cells and the absolute alcohol has great power of penetration. The acetic acid serves to prevent shrinkage. A further acceleration of penetration is brought about by the use of a powerful air-pump. Under these conditions, it is easy to secure good preservation of abundant material. The difficulty arising out of the small and tortuous configuration of the gonads is met by sectioning large quantities of the pupae at once, namely from fifty to one hundred individuals. In the following paragraph the method of achieving this is described.

The pupae, after being fixed under the air-pump in CARNOY's fluid as described above, are passed through several changes of strong alcohol, and then transferred first to three parts of 90 % alcohol plus one part of glycerine and then to equal parts of alcohol and glycerine. They should remain in the glycerine-containing fluids from two to three days, particularly in the second mixture. They are then sorted over, and avoiding the females as far as possible since these do not illustrate the meiotic phenomena, they are transferred to filter paper or blotting paper. Pieces of heavy blotting paper are in the meantime soaked with albumen-glycerine fixative (equal parts of white of egg and glycerine). After the albumen-glycerine has soaked into the filter paper, the pupae are laid down on it in rows, generally on their sides, so that the sections will be vertically longitudinal, since this plane gives the best results. From fifty to a hundred or more individuals may be laid side by side in five or more rows close together. If after the pupae are placed in position, the albumen fixative is not abundant, a few drops may be gently added to the mass of pupae with the object of having them more or less coated with the fixative. The small pieces of blotting paper are then put in a watch glass and transferred to an oven running from 55 to 70° C. This temperature coagulates the albumen and holds the ob-

jects in place. The squares of filter paper after cooling and after an hour of sojourn in the warm bath described above, are transferred at once to strong alcohol of 90 %. The presence of the glycerine in the objects serves a double purpose, namely to prevent them from shrivelling and drying in the heat of the bath, and secondly, to obviate shrinkage when they are transferred to 95 % alcohol. In the so-called turpentine method of making permanent mounts of algae, which are free from shrinkage, the same principle is adopted. If the algae are allowed to lie in slowly concentrating glycerine, they may be ultimately transferred at once to strong alcohol without any shrinkage. The method described has a great advantage of enabling the investigator to section huge numbers of accurately oriented flies with a minimum effort. It is, for example, possible to section from two to three thousand individuals in a day, which represents an efficiency infinitely greater than that attained by sectioning the flies individually.

It has been found advantageous to use nitrocellulose as an embedding material. The use of this reagent is now so general in botanical laboratories that the details of its practice need not be described here, since they are recorded in practically all American works dealing with botanical technique. One precaution however should be observed. After the pupae have been exposed over night to the action of 95 % alcohol subsequent to attaching to blotting paper, they should be individually pricked with a small needle (No. 12) mounted in a cork. This is necessary on account of the colloidal nature of nitrocellulose. A single prick is sufficient to permit perfect penetration. After pricking, the material is treated with absolute alcohol in successive changes to dehydrate and transferred in turn to 2 %, 4 %, and 6 % solution of nitrocellulose in absolute alcohol (ethyl or methyl) and ether. From the 6 % solution they pass at once to a concentrated mass. They should remain in these four solutions twelve hours for each grade. During their sojourn in the successive solutions, they are kept in a warm bath, such as is employed for embedding in paraffin. The details of the process embedding will be found by the reader in the author's text book of Anatomy, University of Chicago Press, or in CHAMBERLAIN'S „Methods of Plant Histology", University of Chicago Press. After hardening with chloroform, the pupae are transferred to glycerine and alcohol, equal parts, and then sectioned by the methods described in the works cited above.

After sectioning, staining is best accomplished by HEIDENHAIN's hematoxylin and counterstaining with *very weak* eosin in 30 % alcohol. After mounting in balsam in the usual way, it is possible to pass under review thousands of sections in a short time. The mitoses can be readily picked out after a little practice, even with relatively lower powers of the microscope. When a favorable section is found, it is convenient to mark it by a fat-pencil circle on the *lower* side of the slide which will not be affected by the subsequent use of cedar oil. It is possible by these methods to secure relatively abundant preparations of dividing spermatocytes, such as have obviously not been available for previous investigators. These details of technique are mentioned because they are important in arriving at a solution of the difficult problems involved. In small objects in general, mitoses are frequently very rare. Investigations being carried on in these laboratories on the *Asters* and Goldenrods (*Solidago*) have encountered the same difficulty, namely relatively rare mitoses, and doubtless quantitative methods will help to solve the problem as well as in *Drosophila*.

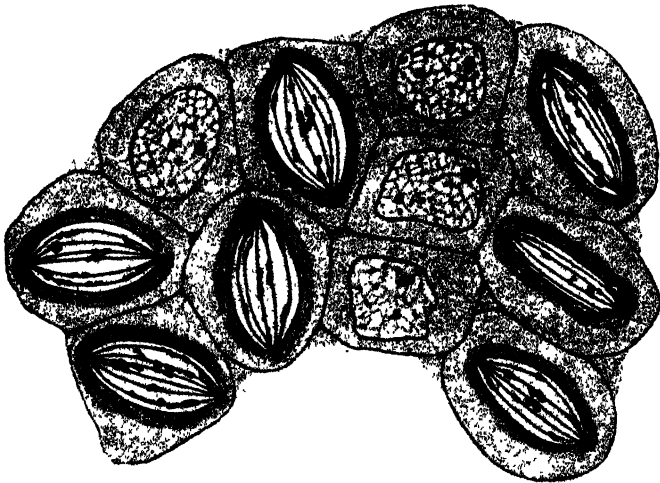


Fig. 1

Fig. 1 represents a drawing of a number of cells from the testis of *Drosophila*. Some of these are undergoing their first division. On the left of the figure and to the right of the middle line, are shown several spermatocytes which are not active in division. On the left of the

illustration lie four dividing spermatocytes. In these the kinoplasm so-called is clearly evident, as is also the nuclear spindle. A number of chromosomes, some of which are in pairs, lie irregularly over the length of the spindle. The tendency of the chromosomes to approximate in pairs (telosynapsis) indicates that in this case we have to do with the metaphase of mitotic division. Striking abnormalities, however, occur both in the number and arrangement of the chromosomes. Theoretically the MORGAN school of geneticists have set the reproductive or meiotic quota of chromosomes at four. Obviously, the chromosomes in our figures are more than twice as numerous. Another striking ab-

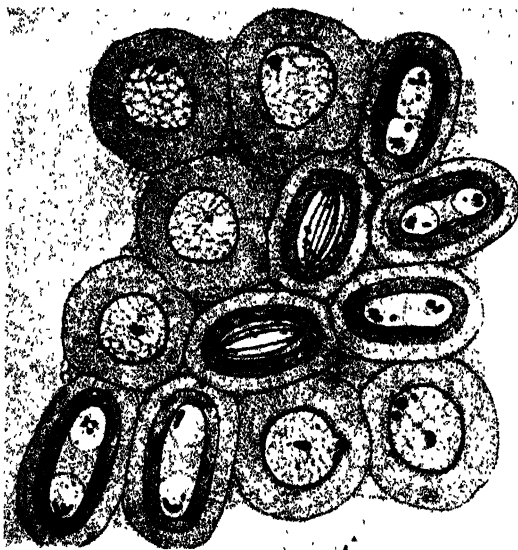


Fig. 2

normality is in the fact that the chromosomes fail to form an equatorial plate. I have examined thousands of mitoses in *Drosophila melanogaster* and several of its so-called mutants and have failed to observe a single case of the formation of an equatorial plate such as occurs normally in all somatic divisions and is never absent, so far as our present knowledge goes, except in the meiotic mitoses of hybrids. To the right of the figure are shown three cells which are more advanced in division and represent the anaphase of mitosis. Here the

chromosomes are still numerous, although some of them have passed out into the protoplasm. Further, they no longer show the tendency to pairing end to end (telosynapsis) which is characteristic of the metaphase. In the anaphase, the chromosomes do not become aggregated at the poles of the spindle until the very end of mitosis, and a great number of these have passed out into the protoplasm as is shown in the figure.

Fig. 2 shows a section through a region of the testis where the anaphase is more advanced than in Fig. 1. There are six spermatocytes still in the „growth phase” and seven spermatocytes have nearly completed their first division. In two of these near the center of the figure, the spindle is still visible and on this are arranged the chro-

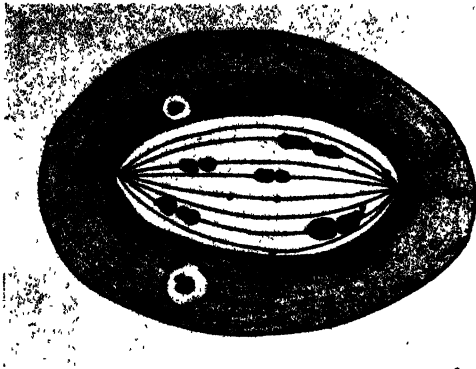


Fig. 3

mosomes in the irregular fashion described for the previous figure. In the remaining five dividing cells, the spindle is no longer obvious and in two of them, one to the extreme right and the other to the left below, a process strongly resembling direct division is visible. This condition is comparable to that described by FARMER and DIGBY for the hybrid fern, *Polypodium Schneideri*. Although indications comparable to those found in direct division are seen at the end of mitosis in *Drosophila*, they should not be confused, however, with the phenomena of stenosis, because apparently in all cases a spindle

⁴ FARMER and DIGBY, On the Cytological Features exhibited by Certain Varietal and Hybrid Ferns, Ann. Bot. Vol. 24, 1910.

is formed and the chromosomes move along it to the poles of the cell, even although as pointed out above, their movements are highly abnormal.

Fig. 3 shows the metaphase of mitosis in *Drosophila* on a higher scale of magnification. The chromosomes, although irregularly arranged as regards the equator, obviously indicate the metaphase since they are arranged as telosynaptic mates. The number of them, however, is much larger than has been inferred by MORGAN and his school from the study of somatic divisions alone. According to the view of the geneticists who have made a special study of *Drosophila*, the somatic chromosomes are eight in number arranged in pairs parasynaptically

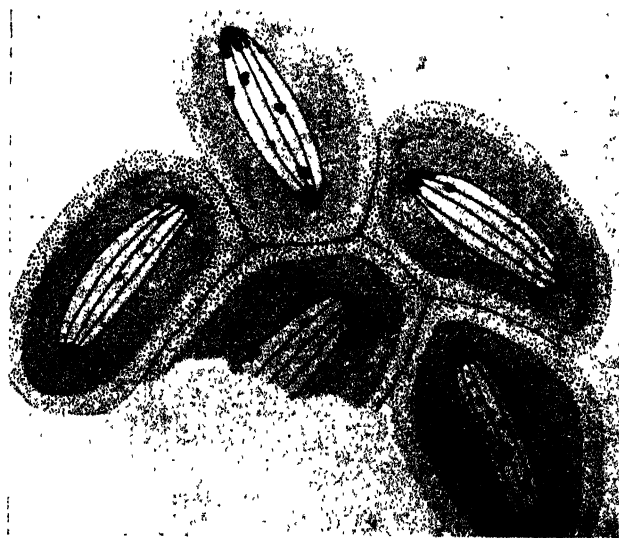


Fig. 4

(side by side), and they infer from that a reproductive or haploid number of four. This, however, is not realized in the meiotic divisions of the Pomace fly, since in the cases which have come under our observation, they are reduced to four only at the very end of mitosis, possibly through the fusion of chromosomes and certainly through the escape of others from the nucleus into the protoplasm.

Fig. 4 shows a number of cells in the later anaphase. In these the chromatin has moved largely towards the poles, but masses of it are

distributed along the spindle, especially in the earlier stages of the anaphase. Later a considerable amount of chromatin is cast out from the nucleus into the protoplasm and appears as dark granules, sometimes clearly surrounded by a lighter halo.

Fig. 5 shows the second division in spermatocytes. In this division, the cells in the nuclear figures are much smaller than in the first division. The details of mitosis, however, exemplify practically the same abnormalities as have been described above for the first meiotic division. We find again the same abnormal and scattered distribution of the chromosomes on the spindle, and the same extrusion of chromosomes into the cytoplasm. Five of the cells to the right of the figure

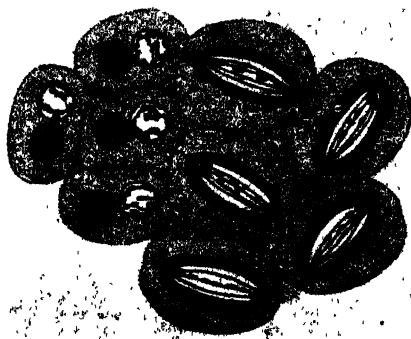


Fig. 5

represent secondary spermatocytes undergoing mitosis. Four cells to the left, each of which shows a so-called plasmosome, represent young spermatids.

The question now arises as to the interpretation of these abnormalities in the highly important meiotic divisions of *Drosophila melanogaster*. For a parallel to them, we have to go to the now abundant literature on the cytology of hybrids, particularly to that in hybrid plants. The first clear impulse in the direction of the comparative study of the nuclear phenomena in hybrids, we owe to the truly epochal investigation of ROSENBERG on the hybrid Sundew, which is a cross between the round-leaved Sundew and the long-leaved Sundew. This hybrid form known as *Drosera obovata* is characterized by an extremely aberrant meiotic mitosis. Of the chromosomes present,

ten arrange themselves somewhat regularly on the spindle as is shown in the accompanying Fig. 6. Those chromosomes which approach with some degree of regularity the equatorial position, are double chromosomes or bivalents. More abnormal still in their behavior are other smaller chromosomes, the univalents. These lie more towards the poles of the spindle in the metaphase. When the anaphase is reached, the double chromosomes or bivalents have made their way towards the poles, whilst the univalents still lag near the equator. This lagging often results in their being left in the protoplasm at the time of formation of the daughter nuclei. In our Fig. 6 which shows the metaphase of the meiotic division of *Drosera rotundifolia* on



Fig. 6

the left and the corresponding stage of *D. longifolia* on the right, it can be seen that these two species have a normal course of meiosis and form a regular equatorial plate in the usual fashion. In the central item of the figure, which is the metaphase of the hybrid between *D. rotundifolia* and *D. longifolia*, this regularity is conspicuous by its absence.

As a companion to ROSENBERG's now classic figure of the meiotic phenomena in a hybrid *Drosera*, we have introduced a representation of meiosis in a hybrid *Iris*, Fig 7. To the left and above, is shown the metaphase with the chromosomes irregularly distributed on the spindle as is very commonly the case in plant hybrids. The reader will note that the chromosomes which in general lie near the center of the spindle

are apt to be bivalents, whilst those which lag towards the poles are largely univalents. The resemblance of this item of Fig. 7 to Fig. 3 above is very striking and obviously not without significance. On the opposite side is shown a late anaphase of the hybrid *Iris*. Here a large amount of the chromatin has passed into the already reestablished spiremes of the daughter nuclei, but a good deal of chromatic material still lingers on the fibers of the spindle and some of it has passed out into the protoplasm. In two corresponding items on the lower side of the figure are shown the metaphase and the anaphase respectively of the second division of the pollen mother cells, corresponding to those figured above in the secondary spermatocytes of *Drosophila*. In

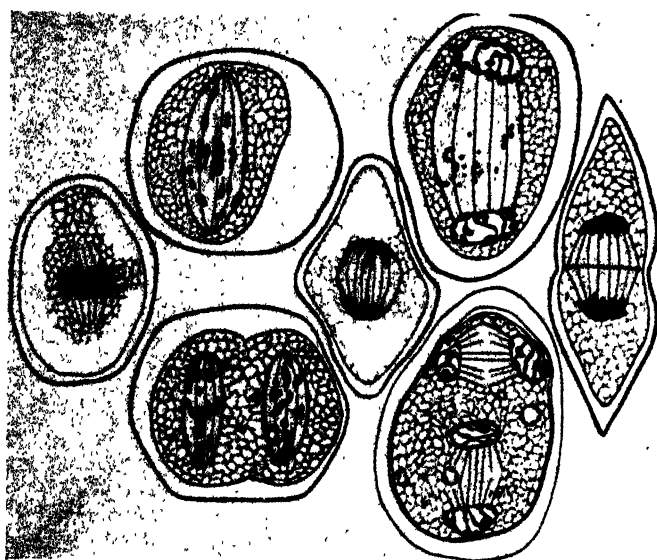


Fig. 7

the metaphase the same irregular distribution of chromosomes can be seen. In the anaphase the lagging and extrusion of chromatic substance is even more obvious than in the first division shown immediately above. In the mother cell of the secondary phase, the extruded chromatin is often organized into small supernumerary nuclei. The obvious resemblance in the course of events in the mitoses of the two hybrid plants herewith described is very striking. A host of observations have now been made on the botanical side, which show beyond

any doubt that natural hybrids of plants abound in nature, and that they generally present certain well marked characteristics in their meiotic phenomena. We owe to one of ROSENBERG's pupils, TAECKHOLM, a magnificent series of observations on hybrid Roses, either recognized as such or presenting both the variability and the meiotic phenomena of hybrids, although often dignified by specific names. In these Laboratories, investigations complete or in progress have revealed numerous similar phenomena in large genera of plants. Observations in these directions have been made on all the main divisions of vascular plants and in the near future, there will be published data which appear to establish beyond any question the fact that there are many plants of variable habit which present the same meiotic mitoses as are found in hybrids. Before taking leave of Fig. 7 it will be well to call attention to the three items lying horizontally in the middle and between the first and second divisions already described. These items represent two anaphases and one metaphase in the vegetative or somatic divisions of the same hybrid *Iris*. Obviously, there are no marked abnormalities and this is the general situation so far as has been observed in the somatic cells of heterozygous or hybrid plants.

It will be clear to the reader from the perusal of foregoing paragraphs that it is the meiotic or reproductive divisions of the nuclei which have a marked significance from the standpoint of the diagnosis of hybrids. In known hybrids between good species, the irregularities in the meiotic metaphase and anaphase signalized above, in the case of the classic *Drosera*, and of a hybrid *Iris*, are very general. It is now well known that similar abnormalities frequently accompanied by a greater or less degree of variability are widespread among species of the higher plants. A particularly good illustration of this condition is furnished by the species of the genus *Rubus*, as recently described by LONGLEY. This observer has found that the suspicions of systematists, plant geographers, and geneticists as to the specific purity of a number of clearly recognized species of *Rubus*, are well founded in view of the cytological conditions observed in them, which present the same abnormal features in meiosis found in the *Drosera* hybrid first investigated by ROSENBERG, as well as in numerous other instances. Nothing seems clearer at the present time, in view of the large body of many sided evidence, than that many species of plants are more or less constant natural hybrids. Obviously the most persistent evidence of

hybridism must present itself in the morphological features of the nucleus in its meiotic divisions. The meiotic phenomena in plants and animals have long been recognized as critical and it is now obvious that their significance in the case of genetical investigation is very great. It, in fact, seems clearly demonstrated at the present time, that any form with a high degree of variability and the peculiar meiotic phenomena of known hybrids, is of hybrid origin.

If we utilize these data in the consideration of *Drosophila melanogaster*, we are obviously led to the conclusion that this extremely polymorphic and variable species is of hybrid origin. It is true that data on the zoölogical side in regard to meiosis in hybrids are comparatively few as yet. The cytological situation in the mule, however, is clearly in line with the meiotic phenomena observed in hybrids in the case of plants. It has been moreover observed that the general nuclear phenomena in plants and animals are fundamentally the same and it thus appears no more than reasonable to interpret cytological data on the animal side, in the light of the more numerous and better understood facts in plants.

Since *Drosophila* is as variable as any known vegetable hybrid and has the same meiotic phenomena as are found in recognized plant hybrids, it logically follows that *Drosophila melanogaster* and other variable species of the same genus are beyond any reasonable doubt of hybrid origin. On the face of it, it is surprising to say the least, that MORGAN and his school have not described and recognized the significance of the meiotic mitoses in *Drosophila melanogaster*. They can doubtless, however, exonerate themselves by reason of the extraordinary technical difficulties which present themselves in the investigation of the gonads of insects so small as those of the Pomace fly. There seems to be no doubt that this fly is highly aberrant in its meiotic phenomena and since its abnormalities are entirely those of a hybrid, the weight of proving it to be of normal homozygous origin naturally will rest with those who make that assumption. It further follows that *Drosophila melanogaster* does not supply any warrant for the origin of species by that mysterious process which has been called mutation. We have apparently to do with a highly commonplace situation, such as is produced when two species are crossed. It is further a truism that hybrids are extremely variable and moreover in many cases become „fixed” in forms which breed relatively true, and correspond to the

„pure lines” naively established by some of our genetical colleagues. It cannot be denied that *Drosophila melanogaster*, especially when cultured in „pure lines” is admirable material for investigating mendelian phenomena. It may well be questioned, however, whether Mendelism will always occupy a high place in the esteem of biologists. It is already apparent that its practical importance is much greater than its scientific significance.

Laboratories of Plant Morphology,
Harvard University.

ILLUSTRATIONS OF WILD HYBRIDS IN THE NEW ZEALAND FLORA

by

H. H. ALLAN

(The Agricultural High School, Feilding, N. Z.)

I

It is proposed in this series of papers to present, as opportunity offers, short illustrated studies of wild hybrids amongst New Zealand species, as they are found occurring naturally in particular localities. While attention will be drawn to the range of diversity among the hybrid forms, field studies cannot, of course, hope to fully elucidate the different generations co-existing in the mixed community, nor the amount of crossing among the hybrids themselves; but the data presented, as well as being of interest in themselves, will, it is hoped, assist in the further intensive study that is only now beginning in New Zealand ¹⁾ and provide suggestions.

Those who desire to acquaint themselves as to the amount and the nature of the hybridization to be found in the New Zealand flora should consult the papers of COCKAYNE ²⁾. In the illustrations, mainly photo-

¹⁾ The study of New Zealand wild hybrids, commenced under the inspiration of COCKAYNE's pioneer work, has been further stimulated by the visit of DR. J. P. LOTSÝ in 1925, and by the publication of the lectures he delivered to the University Colleges, under the title *Evolution considered in the Light of Hybridization*. (Printed for Canterbury College by ANDREWS, BATY & Co., Christchurch, N. Z., 1925).

²⁾ COCKAYNE, L. Hybridism in the New Zealand Flora. *The New Phytologist*, vol 22, No. 3, p. 105, 1923. The list of 130 almost certain hybrids there given, has been increased to 208 in an appendix by the same author to the volume containing LOTSÝ's New Zealand lectures. Since then other hybrids have come to light, and there are doubtless many more yet to discover.

graphic, each piece shown is from a separate individual, and is carefully selected as a representative sample of that individual. The scale is drawn in centimetres. The hybrids are named from a combination of the specific names of the parents, and where a form has been given in previous works a specific or varietal name, that has also been mentioned. A formula ¹⁾ is also given.

No. 1. \times *Melicope tersim* = *M. simplex* \times *ternata*. Formula $T_5, T_4, T_3, T_2, T_1, TS, S_1, S_2, S_3, S_4, S_5$. TS represents the group intermediate in character, T_1 , to T_5 those approaching *ternata* S_1 to S_5 those approaching *simplex*.

The middle members of the series (TS) were described as *M. Mantellii* by BUCHANAN (*Trans. N. Z. Inst.*, vol. 3, p. 212, 1871) from material collected near Wellington. KIRK (*sub t. 67, Forest Flora of N. Z.*, 1889) recognised the probable hybridity of this form, and reduced BUCHANAN's species to var. *Mantellii* of *M. ternata*, stating, however, that *M. simplex* might perhaps be a „degraded” form of *M. ternata*, as the juvenile plant is ternate-leaved. CHEESEMAM also (*Manual of N. Z. Flora*, p. 94, 1906) suggests the possibility of hybridism. Further investigations leave the matter in little or no doubt. The name \times *M. tersim*, then, I apply to the whole group of hybrids, and reserve \times *M. Mantellii* for the middle members of the series (TS).

M. ternata FORST. extends through latitudes 34° S to about 42° S., *M. simplex* goes on throughout the South Island. Where the two grow in company \times *M. tersim* occurs.

M. ternata is a much-branched, bushy shrub, or small tree, with rather large ternate, opposite, entire, light-green leaves; with small flowers, often unisexual, in axillary trichotomous panicles, the stamens shorter than the petals, the ovary glabrous.

M. simplex A. CUNN. is a much-branched divaricating or semi-divaricating shrub, with small, simple, alternate or sub-opposite, doubly crenate, dark-green leaves; with smaller flowers in 1—3 flowered cymes, the stamens longer than the petals in the male flowers, the ovary hirsute.

¹⁾ This method of naming and formular reference is due to DR. COCKAYNE, for whose permission to use it in this series I wish to tender my thanks. Of course such a formular designation can only be approximate, and in any given locality a full series may not be present, but it is of considerable help in grouping the forms found, and in showing whether a hybrid is polymorphic or not.

The hybrids combine these characters in a most complicated way, but in general, opener character of habit, larger leaves, of ternate form, and well-developed inflorescence go together, giving the series T_1 to T_6 , while denser habit, smaller leaves with decrease of compound leaves, and poorly developed inflorescences give the series S_1 to S_6 . It is possible for a special *simplex* character, e. g. crenate margins to occur on a plant showing mainly *ternata* characters, so that the formula can only give a general view of resemblances. The particular combination just mentioned has not been observed by me in specimens from any locality, but such special cases will be noted in these papers for any particular hybrid group.

The illustrations are from specimens gathered near Titahi Bay, some



Photo B. Hobday

FIG. 1. Left: *M. ternata*, Right: *M. simplex*. Centre above: Form of S_4 group, with simple leaves from wind-swept slope, among scrub; Centre below: Form of $T S$ group, occurring in sheltered forest margin.

35 Km. north of Wellington. How far the habitats of the various forms may be correlated with epharmonic response in the individuals, and how far to a sorting-out of the suitable forms by the diverse conditions is a matter that needs further research, but my observations and gar-

den cultures lead me to conclude that both causes operate. The larger-leaved forms occur only where shelter is obtainable from forest trees, the smaller ones on the more wind-swept slopes. A form from this latter habitat changed in my garden from S_1 to TS, while a form S_4 remained constant. The formula, then, must not be taken to represent entities.



Photo B. Hobday

FIG. 2. Hybrid forms of various groups of $\times M. tersim$. Left: T_4 ; Right: TS
Centre above: From left to right S_1 , S_2 , S_4 ; Centre below: From left to right
 S_4 , S_1 . Were specimens shown from other localities a completely
intergrading series could be built up.

No. 2. \times *Parathrophis miop* = *P. opaca* \times *microphylla*

P. microphylla (RAOUL) COCKAYNE occurs in lowland forests throughout both islands, *P. opaca* (BANKS et SOL.) BRIT. et REND. occurs coastally in scattered localities throughout the North Island. CHEESEMAN (*loc. cit.*, 1906, p. 633) states „although intermediates exist between it and *P. heterophylla* [*microphylla*] the two plants appear to be too wide apart to be treated as a single species”. That the „intermediates” could best be explained as hybrids was recognised by COCKAYNE (*loc. cit.*, 1923, p. 124).

P. microphylla is a small tree with numerous crowded branches; with small leaves, more or less cuneate at the bases; with minute flowers on

short spikes; with small, red, globose drupes. It has a distinct juvenile form with irregularly lobed leaves, and contains several jordanons. *P. opaca* differs in the more spreading habit of the branches, the much larger leaves, the longer spikes; and much larger and more numerous drupes. It does not pass through a distinct juvenile form.

I have studied the hybrids only near Titahi Bay, where *P. opaca* occurs very rarely in the forest-remnants, and *P. microphylla* is occasional. One or two hybrid plants were noted, and these had the spikes converted by disease into branched panicles with aborted flowers, a



Photo B. Hobday

FIG. 3. Left: *P. opaca*; Right: *P. microphylla*; Centre above: Hybrid of group MO; Centre below: Hybrid of group M₁

phenomenon that is common with *P. microphylla*. One hybrid, in a wind-swept spot, had the most exposed leaves much inrolled.

No. 3. \times Hebe leisal = *H. leiophylla* \times *salicifolia*, var. *communis*

ARMSTRONG (N. Z. Country Jour., vol. 3, p. 58, 1879) described his *Veronica Kirkii* from a plant collected in the upper portions of the Rangitata River, Canterbury, South Island. My investigations showed that plants answering to ARMSTRONG's description occur very

sparingly in several river valleys in the Eastern Botanical District.

CHEESEMAN (*loc. cit.*, 1906, p. 504) reduced ARMSTRONG's species to var. *Kirkii* of *V. salicifolia*. COCKAYNE (*loc. cit.*, 1923, p. 126) recognised its hybridity. Other forms from the same parents occur elsewhere, and will be illustrated in this series. Although minor differences can be seen in the forms occurring in the Rangitata district, they can all be placed, as far as my observations go, in the group LS, and come under the designation $\times H. Kirkii$. In view of this apparent constancy I am attempting

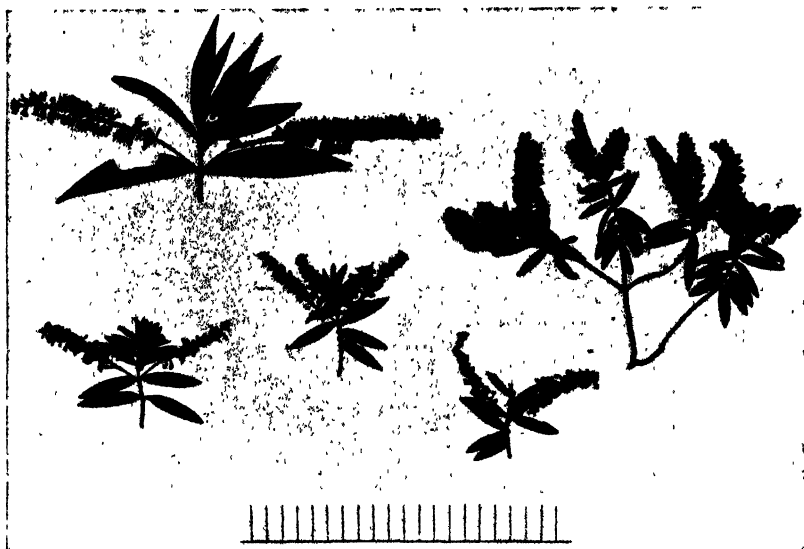


Photo B. Hobday

FIG. 4. Left above: *Hebe salicifolia* var. *communis*; Right above: *H. leiophylla*; Below: Pieces of $\times H. Kirkii$ (group LS) from three different river-valleys.

to make the cross with parents collected from the Rangitata Valley.

Hebe salicifolia (FORST. f.) CKN. var. *communis* CKN. has linear-lanceolate leaves; long, slender, many-flowered racemes, with flowers more or less tinged with lilac; the calyx segments are acute. *Hebe leiophylla* (CHEESEMAN) has shorter linear-oblong leaves; shorter, more erect, more densely flowered racemes, with white flowers and obtuse calyx segments.

$\times H. Kirkii$ has leaves and inflorescences of intermediate size and character. The flowers are white, and the calyx segments sub-acute in my specimens.

THE CYTOLOGY OF THE SUGARCANE

by

DR. G. BREMER

Third contribution ¹⁾

THE CHROMOSOMES OF PRIMITIVE FORMS OF THE GENUS *SACCHARUM*

In the first publication on the Cytology of the Sugarcane ²⁾ I have shown that the haploid chromosome number of five, very different, varieties of *Saccharum officinarum* was 40. These varieties were: *Ardjocno*, *Green German New Guinea*, *Fidji*, *Batjan* and *Bandjarmasin hitam*. On the other hand, it turned out that the haploid chromosome number of four very distinct individuals of *Saccharum spontaneum* was 56. It was furthermore stated in this first publication that the haploid chromosome number of the sugarcane varieties *Chunnee* and *Ruckree II* from British India, which are closely related to one another, but do not belong to *Saccharum officinarum*, was found to be approximately 56.

In the second contribution ³⁾ it was stated, that the varieties of *Saccharum officinarum*, *Black Cherihon* and *Lahaina* also had a haploid chromosome number of 40, while a number of generally cultivated forms obtained from crosses of the varieties of *Saccharum officinarum* mentioned, possessed the same number of chromosomes.

On the other hand I found, that *Loethers*, a kind of cane, which does not fit well in *Saccharum officinarum*, had 99 chromosomes in its diploid or somatic cells.

This third contribution treats of the cytology of some other species of *Saccharum*, as well as of that of a number of species, which formerly

¹⁾ Translated from „Mededeelingen van het Proefstation voor de Java Suiker-industrie, in: Archief voor de Suikerindustrie in Nederlandsch Indië, Jaargang 1924 n°. 16, p. 477/508.

²⁾ Genetica V. 1923, p. 97—148; p. 273—326. ³⁾ Genetica VI, 1924, p. 497—525.

were or, wrongly still, are considered to belong to the genus *Saccharum*. Dr. J. JESWIET will, in due time, give a morphological description of nearly all of the species, referred to in this part. Some of their characters partly borrowed from JESWIET's observations will however be pointed out now already.

Glagah Tabongo. This cane was collected in 1921 by Dr. PH. VAN HARREVELD in the dessah Tabongo near Gorontalo in North Celebes, and subsequently multiplied at Pasoeroean. As in the *Glagah* of Java (*Saccharum spontaneum*) the stems are thin and covered by a thick layer of wax. The internodes are cylindrical and contain a dry pith without sugar. Long stolons occur. The leaf is narrow. The inflorescence is rather small and its lower branches only form secondary axes. The axes are covered by long, soft, hairs. A palea inferior, the fourth glume, is present in the spikelets. The lodicules have short ciliae. *Glagah Tabongo* has well developed pollen, which contains starch. So far, *Glagah Tabongo* does not differ much from *Saccharum spontaneum*, the *Glagah* of Java; in other respects it does however. *Glagah Tabongo* has longer internodes, so that the leaves are further distant from one another, which gives a slacker aspect to the plant. The blade of the upper floral leaf, the flag, is much larger than in the *Glagah*-varieties of Java. Furthermore it was very noticeable, that the not yet adult inflorescence e.g. the inflorescence at the time of microsporogenesis, was very tightly enclosed by a sheath of extremely hard, thick petioles. This, in some cases, caused putrefaction of the inflorescence. As a rule however this encasement only retards the development of the flowers a little, so that the different division stages of the pollenmothercells are very irregularly distributed over the spikelets of one floral axis.

Tananggé. Under this name, a cane is known in North Celebes which was collected by Dr. PH. VAN HARREVELD in 1921 also, at Lakea in the plain of Pagoejaman and at Batoedaä near Gorontalo. The same cane occurs in S. E. Borneo, where the natives call it *Teboe Salak* and where it was collected in 1921 near Martapoera by Mr. J. G. W. ASPERSLAG. This cane contains no sugar whatever, is as hard as wood and cytologically also quite different from sugarcane, so that one should abstain from calling it *Teboe* (sugarcane), its superficial similarity with the latter notwithstanding. It possesses stems, about 1 inch thick (2—2.5 cm.), of a bright yellow brilliant colour which are covered by a thin layer of wax. The internodes are cylindrical. The stems have an

extremely hard cortex and a dry pith without any sugar. Long stolons do not occur. The leaf is rather broad, drooping and covered by short hairs. The inflorescence has axes with soft silky hairs. Lateral axes of the third degree are present. The spikelets are much smaller than in the case of *Saccharum spontaneum* and the internodes between two successive pairs of spikelets much shorter. The characters mentioned last, together with the rather strong branching of the inflorescence, make the latter more like the one of *S. officinarum* than like that of *S. spontaneum*. The spikelets contain no palea inferior, the lodicules have long ciliae. Part of the anthers dehisce, part of the pollen is normally developed, but small pollengrains, devoid of starch, occur.

Hitam Rokan. Obtained from the shores of the Rokan river on the East Coast of Sumatra, where Mr. B. J. HAGA of the Civil Service collected it in 1916. The stems of this cane are approximately 1.5 cm. thick, dark brownred, and show cork-cracks on the internodes. The pith contains a rather small quantity of sugar and is dry in the centre. Long stolons are absent. The leaf shows small yellow spots, is broad and droops. The inflorescence has hairy axes and bears lateral axes of the first and second degree. A palea inferior, which is broader than in other *Saccharum*-species, is present in the spikelets. The lodicules have long ciliae.

The three kinds of cane, characterised above, must, on account of their morphological peculiarities, doubtless be included in the genus *Saccharum*.

According to JESWIET such is not the case with the plants which have been named: *Saccharum arundinaceum* Retz., *Saccharum munja* Roxb. and *Saccharum ciliare* Andersson, the cytology of which also will be considered in this publication. JESWIET thinks that all these canes belong to the genus *Erianthus*. They conform with *Erianthus ravennae* Beauv. and *Erianthus japonicus* Beauv. in the structure of the ligula and in the hoariness behind the ligula, while they also show great similarity to them in the structure of the spikelet. It are just these characters which separate them from *Saccharum*. Some differences in the structure and the mode of haircovering of the spikelet may here be pointed out. In the case of *Saccharum* we find at the base of the spikelets — it is true — a ring of long callushairs, but the glumes themselves bear short hairs only, not protruding above the spikelets. Moreover the glumes of the sessile and of the non-sessile flowers show the same type of hair-covering.

In the case of the 5 canes, considered to belong to the genus *Erianthus* the types of haircovering of the sessile and non-sessile spikelets differ. The spikelets provided with a peduncle have the surface of the first and of the second glume covered by hairs which protrude far beyond the spikelet; in the case of the sessile flower, the first glume only is provided with a covering of long hairs, which, however, is always less developed than on the first glume of the peduncled spikelet. In genuine *Saccharum*-species the palea inferior is always mute, while in the case of the five kinds of canes, considered as species of *Erianthus*, I always found a small awn at the top of the palea inferior on the material which I collected for cytological purposes, although this awn, in the case of "*Saccharum*" *arundinaceum*, was so small as to be rudimentary.

The material collected for cytological purposes of *Glonggong*, „*Saccharum*" *arundinaceum*, was derived from cane, which had been grown in the garden of the Experimentstation from material collected under the local name of *Heppoe* by Dr. PH. VAN HARREVELD in 1921 at Lakea on the Pagoejaman plain of North Celebes; it was perfectly identical with the *Glonggong* of Java.

„*Saccharum*" *arundinaceum*, *Glonggong*, is a very robust and very long cane, with stems which may attain a diameter of 2.5 cm., and with drooping leaves up to 5 cm. broad.

„*Saccharum*" *ciliare* is not so robust, its stems are about 1.5 cm. thick. This cane has a much narrower, thicker and harder leaf than *Glonggong*. The blade is approximately 2 m. long, 2.5 cm. broad and fluted.

„*Saccharum*" *munja*, *Erianthus ravennae* and *Erianthus japonicus* are all less robust than the kinds previously mentioned; they resemble one another considerably, but differ much in habit from sugar cane of any kind. The stems are approximately 1 cm. thick. The leafblades are hard, firm and thick, only 1 cm. broad, fluted and reach a length of about 2 m. The species "*Saccharum*" *munja* and *Erianthus ravennae* carry but one row of root-eyes on the rootrings near the nodes of the stem, just as *Glonggong* and "*Saccharum*" *ciliare*. On the stems of *Erianthus japonicus*, examined, no root-eyes were present.

„*Saccharum*" *narenga*. Wallich. Besides the species mentioned, this one also was investigated. According to JESWIET's opinion this cane is no genuine *Saccharum* either, but very closely related to it. "*Saccha-*

rum" narenga is a much less tall plant than the known genuine *Saccharum* and *Erianthus*-species. It abstains entirely from the formation of long, non-flowering, stems. All stems, attaining any size, flower. These flowerstems possess stem-eyes near the nodes but no root-eyes. The leafblade is fluted, less than 2 cm. broad, nearly 2 m. long and hairy on the upper surface. The inflorescence is small and has hairy axes. The lowest lateral axes only bear secondary axes. There is no difference in the haircovering of the glumes of the sessile and non sessile spikelets; in this respect they conform to *Saccharum*. Such long hairs as are found on the outer glumes in *Erianthus* do not occur in "*Saccharum*" *narenga*. The fourth glume is broad and mute.

Finally something will be said in this contribution of the cytology of two *Andropogoneae* pretty closely related to *Saccharum*, to wit of *Imperata arundinacea* Cyr., the alang-alang, included by MIQUEL under the name *Saccharum spicatum* in the genus *Saccharum*, and of the low grass *Ischaemum timorense* Kunth.

THE CHROMOSOME-NUMBERS OF THE SPECIES INVESTIGATED

Glagah Tabongo. Numerous preparations of this glagah, made

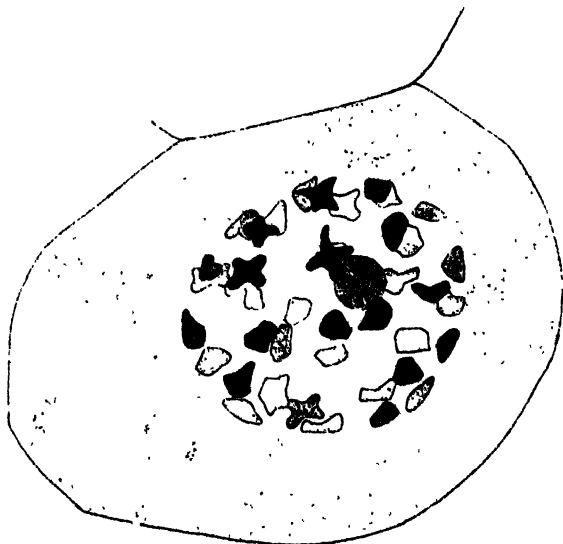


FIG. 1. Pollenmothercell of *Glagah Tabongo* in diakinesis with 40 gemini. $\times 2300$ from flowering material, collected in 1923 and 1924 were examined.

Almost always a very regular reduction-division of the pollen-mother-cells took place. Fig. 1 shows the diakinesis. We see in the nucleus 40 chromatine elements, probably all gemini, as univalent chromosomes as a rule are smaller. The number 40 was found in all investigated nuclei in diakinesis.

During metaphase all chromosomes were situated exactly in the aequatorial plane.

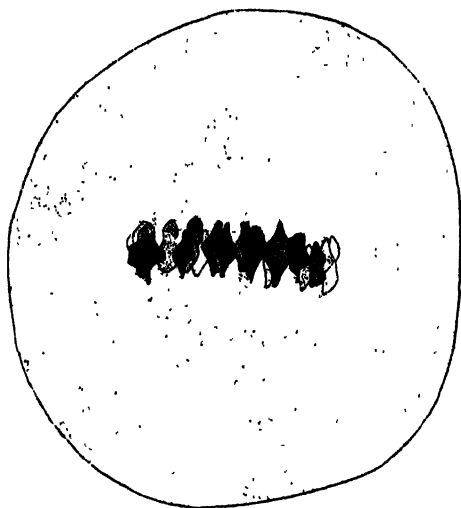


FIG. 2. Metaphase of the heterotype division of *Glagah Tabongo* in side-view. $\times 2300$.

Fig. 2 shows a metaphase in side-view. The gemini-nature of the chromatic elements results clearly from their more or less diamond-shaped appearance. The chromosomes in the upper level only are represented in the drawing as the others were too much hidden by them. In the preparations themselves however, the lower ones also could be focussed; these also appeared as gemini. Smaller, approximately isodiametrical, univalent chromosomes were

not found. Nuclear plates, viewed from one of the poles, always showed the presence of 40 gemini, (fig. 3). The constant presence of 40 gemini, both in diakinesis and in metaphase, shows that the reduction division in *Glagah Tabongo* is of a very regular type.

The regularity of the division could also be seen in sideviews of anaphases: but rarely two chromosomes lagged behind, because they had failed to pair. Once, I succeeded to count 40 chromosomes in

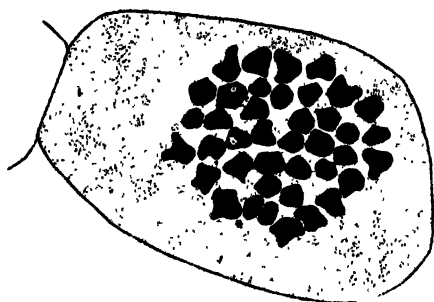


FIG. 3. *Glagah Tabongo*. Metaphase of the heterotype division, viewed from one of the poles. 40 gemini are present. $\times 2300$.

each of the groups in an anaphase observed from one of the poles.

Contrary to the *glagah*-forms of Java, *Glagah Tabongo* did not allow a count of the chromosomes in the metaphase of the homotype-division, although it was clear that this division also proceeded normally.

Without any doubt Glagah Tabongo has 40 chromosomes in the haploid phase, and, consequently, 80 in the diploid one.

Tananggé. Usually 30 bivalent chromosomes were seen in this cane while in diakinesis (fig. 4), but in some cases a few chromosomes more were counted, because a small number of chromosomes had failed to pair. The smaller univalent chromosomes then could easily be distinguished from the larger bivalent ones. In metaphases observed from one of the poles, usually 30 chromosomes occurred (fig. 5). Sometimes 31 were counted, doubtless because

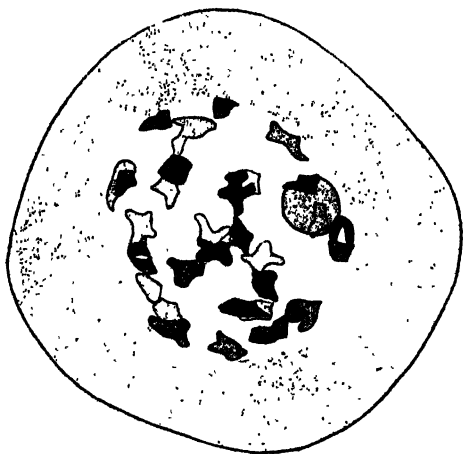


FIG. 4. *Tananggé*. Pollenmothercell in diakinesis with 30 gemini. $\times 2300$

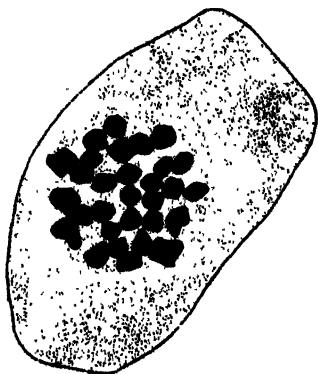


FIG. 5. *Tananggé*. Metaphase of the heterotype division, viewed from one of the poles. 30 gemini are seen. $\times 2300$.

two chromosomes had failed to form a pair. In side-views of anaphases also, lagging behind of univalent chromosomes could occasionally be observed, usually however this did not occur. Fig. 6 shows an anaphase, viewed from one of the poles. In each of the two groups moving apart 30 chromosomes could be counted. In the homotype division of *Tananggé* the number of chromosomes could not be counted. This division proceeded quite regularly, which shows that tetrads are formed in this cane in the usual manner.

Tananggé consequently has 30 chromo-

somes in the haploid phase, so that the diploid number must be fixed at 60. The reduction division of the pollen mothercells usually was quite



FIG. 6 *Tanaggé*. Anaphase of the heterotype division viewed from one of the poles. 30 chromosomes in each group. $\times 2300$.

normal, occasionally small irregularities occurred, caused by a failure to pair on the part of a few chromosomes.

Hitam Rokan. This cane always showed an irregular reduction division, so that univalent chromosomes occurred besides bivalent ones.

During diakinesis the number of chromosomes could not be ascertained, because frequently many chromosomes were bunched together. It was however always clear that both univalent and bivalent chromosomes did occur. In side views of metaphases, the precise arrangement of the chromosomes on the aequator was very conspicuous; even a part of the univalent chromosomes was arranged on the aequator, an other part however was usually found on the spindle, away from the aequator, sometimes even rather close to one of the poles. Viewed from one of these poles, the metaphases always showed the presence of 33, 34 or 35 chromosomes, 34 being the most frequently occurring number. Fig. 7 pictures a metaphase in which 30 chromosomes could be seen on the aequator, while 5 other ones became visible on focussing at a higher or lower level. Anaphases of *Hitam Rokan* always showed the lagging behind of a rather large number of chromosomes. It was curious, that some of these always were of considerable size, as a matter of fact as large as gemini. Fig. 8 shows this clearly. This might lead one to doubt the univalent nature of these chromosomes, yet they certainly were univalent. Side views of metaphases also frequently showed very large, univalent, more or less globular chromosomes, clearly different from the diamondshaped or laced bivalent ones. It is well known ofcourse, that univalent chromosomes split into halves long

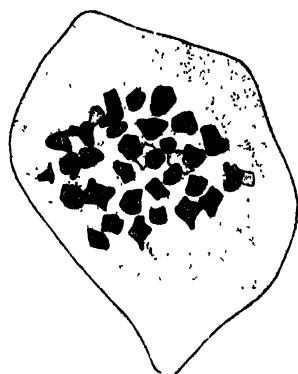


FIG. 7. *Hitam Rokan*. Metaphase of the heterotype division viewed from one of the poles. $\times 2300$.

after the separation of the chromosomes of the pairs. In the figure a univalent chromosome already split is visible, which makes it very improbable that non-separated gemini should still be present. Consequently it is certain that these large lagging chromosomes are univalent.

Because but a comparatively small number of chromosomes is present in *Hitam Rokan*, they could be counted in side views of anaphases of the heterotype division. 55 chromosomes were always present. The same number was seen in anaphases viewed from one of the poles, as pictured in fig. 9. Both groups consist of 21 chromosomes, while 13 which lagged behind, were seen distributed over the spindle between these two groups. Here also we are struck by the fact that some of these univalent chromosomes are exceptionally large. In metaphases — as mentioned already — 33, 34 or 35 chromosomes were counted, mostly 34.

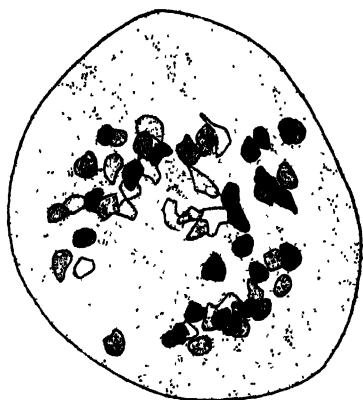


FIG. 8. *Hitam Rokan*. Anaphase of the heterotype division in side-view; diploid chromosome number 55. $\times 2300$.



FIG. 9. *Hitam Rokan*. Anaphase of the heterotype division viewed from one of the poles. Diploid chromosome number 55. $\times 2300$.

All counts of anaphases showed that the diploid chromosome number of *Hitam Rokan* is 55.

Consequently usually 21 bivalent and 13 univalent chromosomes are present in the metaphase of the heterotype division, to which fig. 9 points; sometimes 22 bivalent and 11 univalent or 20 bivalent and 15 univalent chromosomes must be present in metaphase.

In dividing pollen-mothercells of *Saccharum officinarum* univalent chromosomes also frequently occur together with bivalent ones; the number of univalent chromosomes can, in this species, vary greatly in the different pollen-mothercells of one and the same anther; sometimes they are entirely absent. In the case of *Hitam Rokan* the number

of univalents varies apparently only between 11, 13 and 15. Doubtless the presence of univalent chromosomes is the rule in this cane. The odd diploid chromosome number of 55, moreover entirely excludes the possibility of a pairing of all chromosomes.

In the case of many plants containing, as a rule, univalent chromosomes besides bivalent ones, dwarf nuclei are found in the diads. Such were absent in *Hitam Rokan*; the split univalent chromosomes are probably accepted by the diad-nuclei, possibly part of them is resorbed by the cytoplasm. Around the diad-nuclei sometimes numerous, globular, black bodies were found, doubtless comparable to small nucleoli. Very accurate counts could not be made in metaphases of the homotype division. The numbers found were rather low, which again points to a resorption of some univalent chromosomes by the cytoplasm.

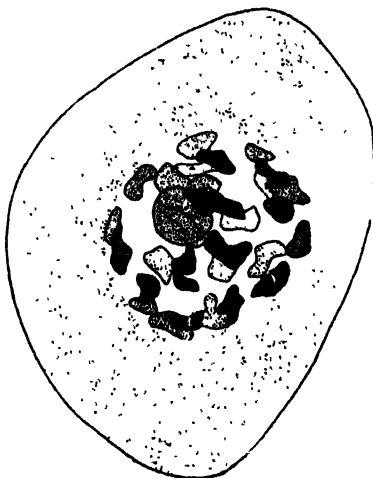


FIG. 10. „*Saccharum*” *arundinaceum*, Pollen-mothercell in diakinesis with 30 gemini. $\times 2300$.

Lagging chromosomes were sometimes found in anaphases of the homotype division; these were no longer visible on the spindles of the telophase. Probably most chromosomes are accepted by the tetrad-nuclei. Dwarf nuclei did not occur in the tetrads. Although univalent chromosomes were always present in the heterotype division the division of the pollenmothercells proceeded pretty normally; yet the pollen was sterile and the anthers remained even closed.

„*Saccharum*” *arundinaceum* Retz, **Glonggong**¹⁾. Pollen-mothercells in diakinesis revealed the

presence of 30 chromosomes (fig. 10). Early diakinesis-stages show clearly that chromosomepairs are present. In later diakinesis-stages the chromosomes of the gemini are contracted and more closely united, so that their bivalent nature can not always be observed any more, but just then, the total number is always 30, while

¹⁾ This material was fixed in Zenker's fixative. The results obtained with this fluid were at least equal to those, obtained with the alcohol-glacial aceticacid-mixture used in all other cases.

none are present among these, which, on account of their small size, could be suspected of being mere univalents. The chromosomes in the metaphase and anaphase of the heterotype division could not be counted, because in these phases they are too closely packed. The constant presence of 30 chromosomes in diakinesis and the absence of chromosomes of the appearance of univalent ones during this stage, make it practically certain that the haploid chromosome number of *Saccharum spontaneum* is 30.

„*Saccharum*” *munja* Roxb. The diakinesis of this cane is quite similar to that of “*Saccharum*” *arundinaceum*. 30 chromosomes were always found in this phase (fig. 11). A comparison of the chromosomes of fig. 10 with those of fig. 11, shows those of fig. 10 to be a little longer.

This is caused exclusively by the fact that the gemini of fig. 10 have not yet shortened so much as those of fig. 11, which pictures a somewhat later stage in diakinesis. In both species diakinesis-stages occur which resemble such as pictured in fig. 10 and in fig. 11.

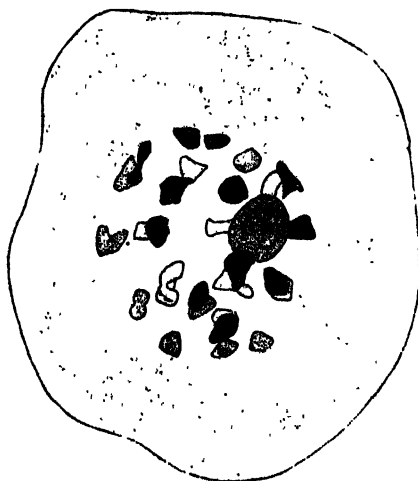


FIG. 11. „*Saccharum*” *munja*. Pollen-mothercell with 30 gemini in diakinesis. $\times 2300$.

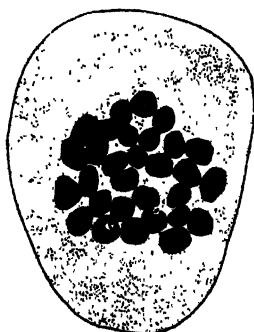


FIG. 12. „*Saccharum*” *munja*. Metaphase of the heterotype division, viewed from one of the poles. 30 gemini are present. $\times 2300$.

Contrary to “*Saccharum*” *arundinaceum* the number of chromosomes of “*Saccharum*” *munja* can still be ascertained in metaphase. Fig. 12 pictures a nuclear plate with rather closely packed chromosomes, in which however 30 can clearly be ascertained to be the number. Counts

in anaphase-stages could not be made with sufficient accuracy, as the chromosomes were too closely packed.

Erianthus ravennae Beauv. Both in diakinesis (fig. 13) and in metaphase (fig. 14) 30 chromatine-elements were found. The microscopic aspect reminded one forcibly of similar stages of "*Saccharum*" *munja*.

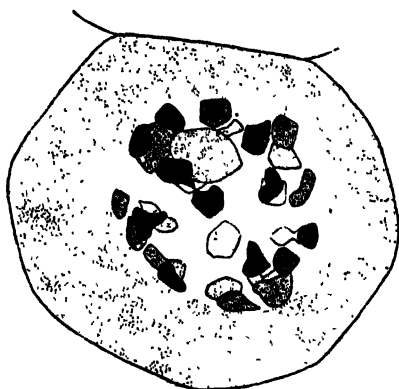


FIG. 13. *Erianthus ravennae*. Pollen mothercell with 30 gemini in diakinesis. $\times 2300$.

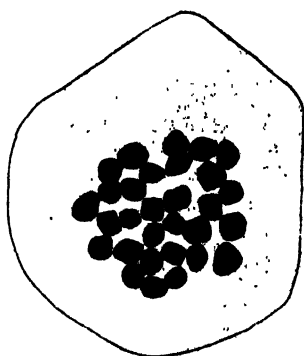


FIG. 14. *Erianthus ravennae*. Metaphase of the heterotype division, viewed from one of the poles, containing 30 gemini $\times 2300$

Erianthus japonicus Beauv. 30 gemini were always found in the diakinesis-nuclei of this cane (fig. 15) As little as in the case of "*Saccharum*" *arundinaceum* the chromosomes could be counted during metaphase in this cane.

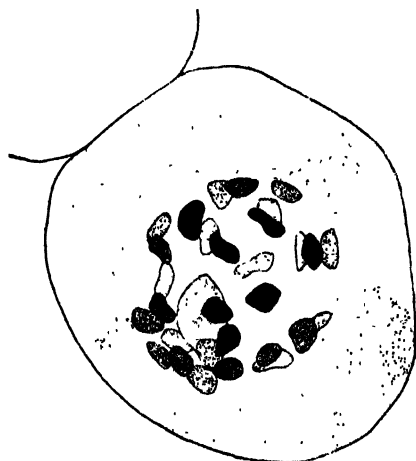


FIG. 15. *Erianthus japonicus*. Pollen-mothercell in diakinesis: 30 gemini. $\times 2300$.

The haploid chromosome number of "*Saccharum*" *arundinaceum*, "*Saccharum*" *munja*, *Erianthus ravennae* and *Erianthus japonicus* is 30.

Normal tetrad-formation always takes place in these species.

„*Saccharum*" *ciliare* Anderss. The nuclei of "*Saccharum*"

ciliare are smaller than those of the species mentioned above. The count of numerous diakinesis nuclei always gave 20 gemini (fig. 16), which appeared to be a little larger than those usually found in *Saccharum*. In accordance with the small size of the nuclei, the nucleolus was always rather small, hardly larger in circumference than the chromosomes. Once I succeeded to count also 20 gemini in a megaspore mothercell of "*Saccharum*" *ciliare*. The close packing of the chromosomes made an accurate count of them in the metaphase and in the anaphase of the reduction division impossible.

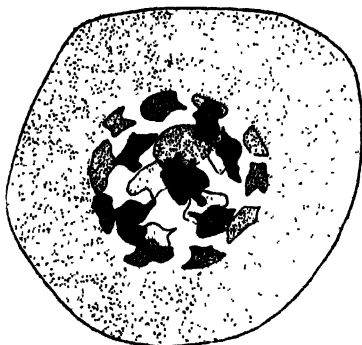


FIG. 16. „*Saccharum*" *ciliare*. Pollenmothercell with 20 gemini in diakinesis. $\times 2300$.

The haploid chromosome number of "*Saccharum*" *ciliare* consequently is 20.

„*Saccharum*" *narenga* Wallich. Diakinesis-stages always revealed the presence of 15 gemini in this species (fig. 17), which were somewhat larger than those of *Saccharum officinarum* and *Saccharum spontaneum*. Frequently 2 gemini showed the shape of a ring; in the centre of the figure one such occurs which is visible at high adjustment, while a second one can be seen under the nucleolus. In the transition-stage between diakinesis and metaphase, in that of the multipolar spindle, the chromosomes of "*Saccharum*" *narenga* could some times be counted (fig. 18), but it was very difficult, to distinguish the not yet quite dissolved nucleolus (shaded by means of parallel lines in the figure) from the chromosomes.

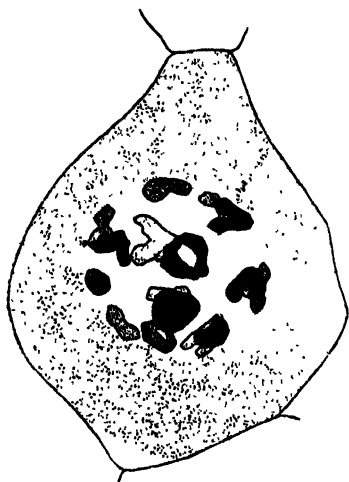


FIG. 17. „*Saccharum*" *narenga*. Pollenmothercell in diakinesis with 15 gemini $\times 2300$.

mosomes.

In metaphase and anaphase the chromosomes were so closely packed

that a count was no longer possible. Tetrads and pollen grains are formed in the normal way.

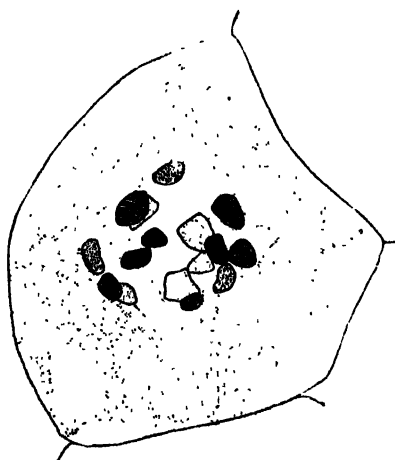


FIG. 18. „*Saccharum*” *narenga* Pollenmothercell in the stage of the multipolar spindle with 15 gemini. $\times 2300$.

***Imperata arundinacea* Cyrill. Alang-alang.** This grass possesses pollen mother cells with very small nuclei. 10 gemini could always be seen in diakinesis (fig. 19). Side views of metaphases also allowed me, in the case of alang-alang, to ascertain that the number of gemini was 10. Also 10 chromosomes could clearly be seen in each of the two groups of the anaphase of the reduction division, which were moving apart, so that there is no doubt that the haploid number of *Imperata arundinacea* is really 10.

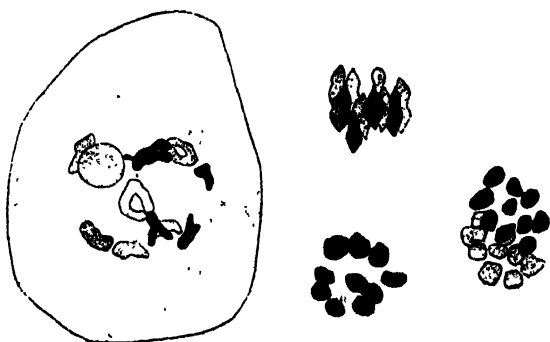


FIG. 19. *Imperata arundinacea*. Left: pollenmothercell in diakinesis. Centre, above: nuclear plate of the reduction division in side-view; below: idem viewed from one of the poles. Right: anaphase of the reduction division viewed from one of the poles. Haploid number 10. $\times 2300$.

THE SIZE OF THE CHROMOSOMES AND OF THE NUCLEI OF THE POLLEN-MOTHERCELLS.

It has been established in the case of many plants and animals, that the different chromosomes of one nucleus can differ greatly in size.

It has also frequently been found, that species of one genus not only differ in chromosome-number, but also that there were considerable differences in the size of the chromosomes of these species. In many cases one felt justified to draw conclusions from those differences in size of the chromosomes, concerning the way in which those species had originated.

Somatic cells have as a rule been used to determine the dimensions of chromosomes. In such the chromosomes appear as long, frequently as curved, rods which can more easily be measured than the short chromosomes in the pollen- and embryosack-mothercells. The chromosomes in the roottips of *Saccharum* are so small and are so closely packed that it is impossible to count them accurately, an accurate measuring is therefore quite out of the question. In my opinion it is equally impossible to make accurate measurements of the chromosomes in dividing pollen-mothercells of the sugarcane, because the chromosomes are too numerous, too small and of too irregular a shape.

HEILBORN ¹⁾ has measured the chromosomes in prophases of dividing pollencell-nuclei of *Carex*. Doubtless these chromosomes were, partly at least, smaller than those in the pollencell-mothercells of *Saccharum*. The very peculiar pollenformation in *Carex*, where but one pollengrain is formed from each tetrad — the 3 other nuclei degenerating — may however facilitate the measuring a little. It is said, namely, that the chromosomes in the pollencellnucleus in division, lie approximately parallel to one another, corresponding to their arrangement in the preceding homotype division. It seems to me, all the same, that some skepticism as to the accuracy of these measurements is not out of place, as the chromosome numbers were sometimes rather high and as HEILBORN measured them on camera lucida drawings, with a measure of which one division corresponded to 0.017μ in the preparations, a distance far beyond the dissolving power of a microscope. Such a pollenformation as in *Carex* does not occur in *Saccharum* and its chromosomes can certainly not be measured in the pollencell-nuclei. If one compares the dimensions of the chromosomes in different figures of pollencell-mothercells no great differences are, as a rule, observed. It is true, that the chromosomes in corresponding division-stages are not of exactly the same size, but this may even happen in the case of chromosomes in

¹⁾ O. HEILBORN. Chromosome Numbers and Dimensions. Species-formation and Phylogeny in the Genus *Carex*. Hereditas Bd. V. p. 129. 1924.

different pollen-mothercells of one and the same sporangium. But rarely the chromosomes met with are of a somewhat larger size than the usual one: the chromosomes of "*Saccharum*" *ciliare* and those of "*Saccharum*" *narcnga* seem to be somewhat larger than those of *Saccharum officinarum* and of *Saccharum spontaneum*. It also appeared to me, that in the case of *Hitam Rokan* some rather large, univalent chromosomes occurred in dividing pollen-mothercells.

The nuclei themselves however differ appreciably in size in different species of the genus *Saccharum*.

The dimensions of the chromosomes of different species belonging to the same genus have been compared with one another in the case of many plants and of some animals and from these differences also conclusions as to the mode of origin of species have been drawn. In the case of the eggs of *Echinoderms*, BOVERI found that the number of chromosomes was proportionate to the size of the surface of the nucleus.

GERASSIMOFF modified this rule of BOVERI on the ground of experiments with *Spirogyra* so, that the chromosome number is not considered to be proportionate to the surface, but to the content of the nucleus. TISCHLER discusses GERASSIMOFF's investigations in his "Allgemeine Pflanzenkaryologie" ¹⁾ and continues ²⁾: "Auch sonst gilt im Pflanzenreich meist die BOVERI'sche Regel bezüglich der Kerne in dieser GERASSIMOFF'schen Modification. Ich konnte z.B. ganz ähnliches wie der russische Forscher bei dem Vergleich des Pollens von verschiedenen *Musa*-rassen erweisen.

Bei *Musa* hat die Natur das Experiment an gestellt, uns besondere uni- bi- und trivalente Varietäten erwachsen zu lassen. Die Haploid-chromosomenzahlen waren hier 8, 16 und 24. Ich mass für die erstere Rasse den mittleren Kerndurchmesser, der Pollenmutter-zellen zur Zeit der Synapsis auf 13.6 "Teilstriche", für die zweite auf 17.2 "Teilstriche", für die dritte auf 19.4 "Teilstriche". Die Kernradien verhielten sich wie 6.8 : 8.6 : 9.7, die Volumina also wie 314.43 : 636.06 : 912.67. Das wäre somit ungefähr ein Verhältniss von 1 : 2 : 3."

More such cases are mentioned in TISCHLER's book, but also investigations which point to considerable deviations of the rule. TAHARA, for instance, states that in the genus *Chrysanthemum* species with 9, 18, 27, 36 and 45 chromosomes occur. Different species with 9 chromosomes had nuclei of very different dimensions nor were the dimensions of

¹⁾ Berlin Borntraeger 1922. ²⁾ l.c. p. 590.

the nuclei of the species with different chromosome-numbers proportionate to those chromosome numbers e.g. 9 : 18 : 27 : 36 : 45; although an increase in chromosome number was always accompanied by a considerable increase in the volume of the nucleus.

That the rule mentioned is not applicable in all cases, is no cause for astonishment because the size of the chromosomes is often very different in species belonging to one and the same genus and because it is pretty well certain that chromosome-increase has taken place both by longitudinal splitting and by cross-division. In the first case the size of the chromosomes would not be affected, in the latter it would decrease.

In the first contribution to the cytology of the sugarcane I have said something about the size of the nuclei of some forms of *Saccharum*. I measured them in the same manner as TISCHLER did. This investigator in his cytological researches on *Musa*-races measured the largest and the smallest diameter of 25 pollen-mothercells in synapsis, in each case. From the numbers so found, he calculated the mean diameter, and from this one the radius, which he elevated to the 3^d power in order to be able to compare the content of the nuclei of the different races.

Measures of the synapsis stages gave no clear results in the case of *Saccharum*, possibly because this stage lasts a very long time, during which a considerable change in the volume of the nucleus may possibly occur. I therefore measured the nuclei in diakinesis and now found distinct differences in their size. I have extended these measurings now to pretty nearly all examined species of the genus *Saccharum* and united them in the table on the next page, in which all former measurings are also included. The species are arranged according to their chromosome-number. We see that 4 typical varieties of *Saccharum officinarum*, greatly differing in appearance but all having 40 chromosomes, have nuclei of pretty well equal size. Of the mean of the 4 results, *Batjan* deviates but 5 %, in the one and *Black-Borneo* 5 % in the other direction, certainly no great deviations!

Two varieties of *Saccharum spontaneum*, both with 56 chromosomes, have both larger nuclei than *Saccharum officinarum*. In the case of the latter r^3 is approximately 400. If the two species showed a complete proportion between the number of chromosomes and the size of the nuclei, the r^3 of *Saccharum officinarum* should amount to 560. In the case of one of its varieties, I found 539, a deviation of 4 % in the one, in that of an other variety 588, a deviation of 5 % in the other direction.

SPECIES	Number of Nuclei measured	Mean diameter in mikrons d.	Mean radius in mikrons r.	r ³	Haploid Chromosome number
G 101 = <i>Sacch. off.</i> × <i>Sacch. spont.</i> . . .	20	17.54	8.77	674	68
G 107 = <i>Sacch. off.</i> × <i>Sach. spont.</i> . . .	30	17.40	8.70	658	68
<i>Saccharum</i> { Glagah alas Troeno . . .	50	16.76	8.38	588	56
<i>spontaneum</i> { Glagah alas Djatiroto . . .	30	16.28	8.14	539	56
Loethers	60	15.38	7.69	455	99/2
British Indian { Chunnee	25	16.14	8.07	525	± 46
cane-varieties { Ruckree II	50	16.50	8.25	563	± 46
{ Katha	40	16.36	8.18	547	± 46
<i>Saccharum</i> { Green German					
<i>officinarum</i> { New Guinea	25	14.84	7.42	408	40
{ Ardjoeno	25	14.80	7.40	405	40
{ Batjan	40	15.06	7.43	426	40
{ Black Borneo	40	14.54	7.27	384	40
Glagah Tabongo	30	14.78	7.39	402	40
Tananggé	40	13.50	6.75	307	30
„ <i>Saccharum</i> ” <i>arundinaceum</i>	30	11.90	5.95	210	30
„ <i>Saccharum</i> ” <i>munja</i>	50	12.26	6.13	230	30
<i>Erianthus ravenneae</i>	25	11.72	5.86	201	30
<i>Erianthus japonicus</i>	25	12.10	6.05	221	30
Hitam Rokan	30	12.98	6.49	273	55/2
„ <i>Saccharum</i> ” <i>ciliare</i>	30	10.40	5.20	140	20
„ <i>Saccharum</i> ” <i>narenga</i>	30	10.26	5.13	135	15
<i>Imperata arundinacea</i>	30	8.76	4.38	84	10

These are no considerable deviations and we may consequently say, that the sizes of the nuclei of the pollen-mothercells of *Saccharum officinarum* and of *S. spontaneum* are proportionate to their chromosome numbers.

Hybrids between *S. officinarum* and *S. spontaneum* have 68 chromosomes in the haploid stage. This increase of chromosome number is associated with an increase in size of the nucleus. If there were an absolute proportion between the size of the nucleus and the number of chromosomes, the r³ should be 680 in the case of these hybrids. The values found, 674 and 658, deviate but 1 and 3 % in the same direction, so that here also the number of chromosomes is proportionate to the size of the nucleus.

Glagah Tabongo from Celebes has not 56, but only 40 chromosomes,

just as *Saccharum officinarum*. Its r^3 was 402, a size exactly like that of the nucleus of *S. officinarum*. Equal chromosome numbers are therefore here associated with equal nuclear size.

The r^3 of *Tananggé* is 307; this cane has 30 chromosomes in the haploid phase. The proportion of the chromosome number of this cane to that of *Saccharum officinarum* and Glagah Tabongo is 3 : 4, the same proportion as that between the sizes of their nuclei.

Hitam Rokan has 55 chromosomes in the diploid phase, 55/2 consequently in the haploid one, while its r^3 is 273. The proportion of the sizes of the nuclei of *Saccharum officinarum* and those of *Hitam Rokan* is 400 : 273, practically the same as that between their chromosome numbers e.g. 40 : 27 : 25.

In the case of all the *Saccharum* forms mentioned there seems to be a clear connection between the number of chromosomes and the size of the nucleus of the pollen-mothercells. Yet there are cases in which this connection is less clear. *Loethers'* diploid chromosome number is 99, its haploid one consequently 99/2. If the nuclei of *Loethers* and *Saccharum officinarum* were in size proportionate to their chromosome-numbers the r^3 of *Loethers* should be approximately 495, while 455 only was found, a deviation of 8 %.

It is therefore somewhat questionable whether one can speak of a definite proportion between the size of the nucleus and the chromosome-number in the case of *Loethers* and *Saccharum officinarum*. *Chunnee* has in the diploid phase 91 chromosomes; *Ruckree II* and *Katha*, two other British Indian cane varieties, very closely allied to *Chunnee*, a very similar, perhaps an equal, number. If we estimate the haploid chromosome number of these three kinds at 46, which certainly is approximately correct, the r^3 of these varieties should, if a definite relation between the size of the nucleus and the chromosome number in regard to *Saccharum officinarum* did exist, approximately be 460. We found for *Chunnee* 525, for *Ruckree II* 563, for *Katha* 547. The nuclear size of *Chunnee* consequently deviates 14 %, that of *Ruckree II* 22 % and that of *Katha* 19 %. While the deviation found in the case of *Loethers* was a doubtful one, the deviation here is very clear e.g. nearly 20 % in the mean. It is certainly curious that the deviations of each of these three kinds run in the same direction, to wit, upwards.

It has been pointed out in the introduction, that in JESWIET's judgement, "*Saccharum*" *arundinaceum* and "*Saccharum*" *munja*, do not

belong to the genus *Saccharum*, but to *Erianthus*. If one compares the nuclear size of these two species with that of *Erianthus ravennae* and that of *Erianthus japonicus*, one sees that all these species have pretty well the same nuclear size. They also have the same chromosome-number.

If one compares the nuclear size of these species with that of *Tanaggé*, a typical *Saccharum* form, which also has 30 chromosomes, it turns out that the contents of the nuclei show the proportion 7 : 10. The content of the nuclei of these species consequently deviates 30 % from this typical *Saccharum* form, in a downwards direction. If we furthermore compare the nuclear size of "*Saccharum*" *ciliare* ($r^3 = 140$) with 20 chromosomes with that of *Saccharum officinarum* or with that of *Glagah Tabongo* ($r^3 = 400$) with 40 chromosomes, we see that the nuclear sizes are not at all proportionate to the chromosome numbers. On the other hand the nuclear size of "*Saccharum*" *ciliare* ($r^3 = 140$) and that of the *Erianthus* species; "*Saccharum*" *arundinaceum* and "*Saccharum*" *munja* ($r^3 = \pm 125$) turns out to be pretty nearly exactly proportionate to the chromosome numbers 20 and 30.

DISCUSSION OF THE RESULTS OF THE INVESTIGATION

As a first result we may mention that *Glagah Tabongo* of Celebes, has not 56 chromosomes, as all *Saccharum spontaneum*-varieties of Java ¹⁾ so far investigated, have, but only 40 chromosomes in its haploid phase. *Glagah Tabongo* consequently has the same chromosome number as *Saccharum officinarum*. In this connection I must point out once more that KUWADA, as mentioned already in my first contribution, found approximately 68 chromosomes in the diploid phases both in the case of *Saccharum officinarum* and in that of *Saccharum spontaneum*. As to the chromosome number of *Saccharum officinarum* this Japanese investigator ²⁾ says: "Die Chromosomenzahl war die gleiche wie bei *Ischaemum*". As to the chromosome number of the last mentioned plant he states "dass bei den Wurzelspitzen von *Ischaemum antheophoroides* Miq. die Chromosomenzahl etwa 64—70 beträgt. Die

¹⁾ A *glagah*-variety of Soembawa also had 56 chromosomes in the haploid phase.

²⁾ YOSHINARI KUWADA. Die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. Journ. College of Science Imp. Univ. Tokyo. Vol. XXXIX. Art. 10. pag. 35 1919.

Chromosomen drängen einander so eng, dass man mit Sicherheit die bestimmte Zahl nicht angeben kann. Ich schätze sie auf 68, weil ich in manchen Fällen die letztere Zahl bekam." Further on KUWADA says of *Saccharum spontaneum*:

"Die wildwachsende Art *Saccharum spontaneum* L. besitzt in den Wurzelspitzen auch so viele Chromosomen wie das Zuckerrohr."

I found for *Saccharum officinarum* in numerous typical varieties and also in hybrids of these varieties with one another always 40 chromosomes in the haploid phase, while it resulted from anaphases of the heterotype division, that the diploid number must be 80. Although I could find in root tips chromosome numbers, closely approaching 80, it seemed to me impossible to count them accurately. The diploid number could only be estimated at 80 because, just as KUWADA says, the chromosomes are too much crowded. I therefore consider it highly probable that KUWADA, who has not seen the haploid chromosome numbers, has estimated the diploid number a little too low. According to KUWADA the chromosome numbers of *Saccharum spontaneum* and of sugarcane are identical. This formerly to me was incomprehensible. I had always found 56 as the haploid chromosome number in the case of individuals of *Saccharum spontaneum* of Java, while it resulted from the anaphases that the diploid number had to be 112.

That this investigator, who has become very well known, by his important researches on the cytology of *Zea mays*, should have counted 44 chromosomes too little, could hardly be assumed.

It now turns out that *Glagah Tabongo* has in the haploid phase 40 chromosomes, exactly the same number as I have always found in *Saccharum officinarum*. The reduction division of *Glagah Tabongo* but rarely showed irregularities, doubtless the diploid number must be 80. It therefore seems highly probable that the *Saccharum spontaneum*-form examined by KUWADA also had 80 chromosomes in the diploid phase, which, on account of their crowding, could not be accurately counted.

The fact that a *glagah*-variety occurs in Celebes, with 40 chromosomes in the haploid phase, which moreover has a normal reduction division, in connection with the fact that KUWADA's investigation makes it very probable that in Japan also *glagah* with 40 chromosomes occur, strongly suggests, that a group of *glagah*-individuals with 40 chromosomes exists, which possibly, are distributed over islands to the North of Java, such as Celebes, the Philippines, Formosa and Japan.

Some morphological differences do exist between *Glagah Tabongo* and the *Saccharum spontaneum* individuals of Java. The uppermost floral leaf has a much larger leafblade, in the case of the former, the internodes are longer, so that the leafblades on the stem are further apart which causes a less robust habit. The leafsheaths of the floral leaves of *Glagah Tabongo* are very thick and hard and enclose the inflorescence, as long as it has not been pushed out, much more closely than in the *glagahs* of Java. So long as, however, no more *glagah* individuals with 40 chromosomes have become known and morphologically described, it is impossible to say whether the two groups, the one with 40 and the other with 56 chromosomes can be separated on morphological grounds also. If this should turn out to be the case one might have to give a separate specific name to one of these groups.

As a second result of the investigation, it may be mentioned that *Tananggé* has 30 chromosomes in the haploid phase, while it results from anaphase counts of the reduction division, that the diploid number is 60. In most cases the reduction division proceeds in a perfectly normal manner, but pollen-mothercells in which some chromosomes remain univalent are by no means rare. It has been pointed out in the introduction already that this cane confirms in some of its morphological characteristics with *Saccharum officinarum*, in others with *S. spontaneum*. The low chromosome number of *Tananggé* excludes, however, pretty well the possibility of a close connection with either *sugarcane* or *glagah*; it can certainly not be considered as a cross of these two species.

The low chromosomenumber and the occurrence of a normal reduction division points much more towards the surmise, that *Tananggé* has to be considered as a member of another, as yet unknown, species of *Saccharum* of which we, so far, know no other varieties. The investigation has further shown, that the diploid chromosome number of *Hitam Rokan* has to be estimated at 55. In roottips this number could not be accurately determined, but in all cases examined I counted between 50 and 60. In 7 anaphases of the heterotype division, however, I could always count 55 with certainty, so that the diploid number is doubtless 55. In the metaphase of the reduction division I found 33, 34 or 35 chromosomes, which point to the occurrence of 20 gemini and 50 univalents. *Hitam Rokan* consequently always has, besides gemini, rather a large number of univalent chromosomes which number varies but little,

while moreover the diploid chromosome number is odd. These two facts point decidedly to *Hitam Rokan* being a hybrid of two species differing in chromosome number.

This cane is sterile in the male line, the anthers remain closed. It is not known whether it is fertile in the female line or not, as no crosses have as yet been made with it. The way in which the reduction division proceeds, in which univalent chromosomes always occur, makes it probable that this cane will be partially or entirely sterile in the female line also.

Hitam Rokan possesses, with one possible exception, very typical *Saccharum*-characters.

The only difference is that the fourth glume in the spikelets is much broader than in any case so far found by JESWIET in *Saccharum*. One has to keep the possibility in mind however, that similar broad fourth glumes may yet be found in *Saccharum*-forms, so far unknown to us.

It is therefore difficult to see from which cross *Hitam Rokan* has originated. Two characters point to *Saccharum officinarum* having been one of its parents, to wit the sugar present in the stem and the dark red colour. Coloured stems are, so far, known among *Saccharum officinarum* and its hybrids with other *Saccharum*-forms only. If *Saccharum officinarum* really has been one of the parents, the other parent must, in all probability, have had 45 chromosomes. We know but one cane-species with 15 chromosomes e.g. "*Saccharum*" *narenga*, a species with a very different habit. There are, however, no distinct indications of this cane having been the other parent of *Hitam Rokan*. The only point in which both these forms agree is the presence of the broad fourth glume in the spikelets. According to BARBER ¹⁾ crosses between the thick sugarcane *Vellai* and "*Saccharum*" *narenga* have been made in British India, but the pictures, made after photographs, which BARBER published are too indistinct to form an opinion of the characters of the hybrids obtained from these crosses.

If *Hitam Rokan* should turn out to be indeed a hybrid between *Saccharum officinarum* and an other species with 15 chromosomes, it is very probable that the *officinarum*-characters will dominate to a large extent, as 40 chromosomes of *officinarum* would then have joined but 15 of the other species.

The cane-species "*Saccharum*" *arundinaceum*, "*Saccharum*" *munja*

¹⁾ C. A. BARBER. Studies in Indian sugarcane Seedlings. Memoirs Dep. Agric. India, Bot. Ser. 8, p. 123.

and "*Saccharum*" *ciliare* should, after JESWIET, be transferred to the genus *Erianthus* because, morphologically, they differ greatly from *Saccharum* and are very similar to *Erianthus ravennac* and *E. japonicus*. I have studied the cytology of all these species and found that "*Saccharum*" *arundinaceum* and "*Saccharum*" *munja*, as well as *Erianthus ravennac* and *E. japonicus* have 30 chromosomes. This conformity in chromosome number need not, however by itself, prove that all these species belong to the genus *Erianthus*, the less so as a typical form of *Saccharum*, *S. Tananggé* also has 30 chromosomes. But if one compares the contents of their nuclei, we see that "*Saccharum*" *munga*, *Erianthus Ravennac* and *E. japonicus* have nuclei of about the same size, which is a different one from that of the nucleus of *Tananggé*. The nuclear size of the species first mentioned is proportionate to that of *Tananggé*, in the relation 7 : 10. As a consequence it can distinctly be seen in preparations, that the chromosomes are less crowded in the nuclei of *Tananggé*.

In case of genuine *Saccharum*-species we have seen, that the size of the nucleus of the pollen-mothercells is generally proportionate to the number of chromosomes. The British Indian cane varieties *Chunnee*, *Ruckree II* and *Katha* only — which are closely related to one another — have a nuclear size of their own, that of their pollen mothercells being approximately 20 % above the average. As to the nuclear size of "*Saccharum*" *arundinaceum* and of "*Saccharum*" *munja*, which is about 30 % below the average of genuine *Saccharum*-forms, it might be said that this difference is not so large that it should force us to the conclusion that "*Saccharum*" *arundinaceum* and "*Saccharum*" *munja* can't be genuine *Sacchara*. In this connection it is worth noticing, that "*Saccharum*" *ciliare* with 20 chromosomes in its haploid phase has a nuclear size in its pollenmothercells, which has no relation whatever to the nuclear sizes within the genus *Saccharum* but the chromosome-number of which is strictly proportionate to the size of the nuclei of "*Saccharum*" *arundinaceum*, "*Saccharum munja* and of the two species of *Erianthus*. The nuclear size of "*Saccharum*" *ciliare* is related to that of the species mentioned in the proportion 140 : 210, while the chromosome numbers are respectively 20 and 30.

On account of their external characteristics, JESWIET thinks, that "*Saccharum*" *arundinaceum*, "*S.*" *munja* and "*S.*" *ciliare* have to be transferred to the genus *Erianthus*. The fact, that there is a relation

among this species between nuclear size and chromosome number, and none between the nuclear sizes of these species and those of genuine *Saccharum*-species supports JESWIET's view.

Comparison of preparations of genuine *Saccharum*-species and of such species as have to be considered as to belong to the genus *Erianthus*, shows but a slight difference in the size of the chromosomes. The chromosomes of "*Saccharum*" *ciliare* are certainly a little larger than those of genuine *Saccharum*-species, but that may also happen in the case of other species of *Erianthus*. The differences in chromosome-size are too small to give indications as to the distribution of the species over *Saccharum* and *Erianthus*.

Nearly all species of *Saccharum* allow a count of the chromosomes in the reduction division, because then they are sufficiently separated from one another; counting in the anaphase is usually also still possible.

Erianthus-chromosomes are more crowded in metaphase, they can, with difficulty, still be counted in "*Saccharum*" *munja* and in *Erianthus ravennae* but in "*Saccharum*" *ciliare*, "*S.*" *arundinaceum* and *Erianthus japonicus* they are so densely crowded that it is quite impossible to count them and in none of these species counting in the anaphase was possible. Consequently there certainly is a distinct difference in the microscopic aspects of the reduction division between the two genera, a difference which makes the determination of the chromosome number more difficult in species which have to be considered as to belong to the genus *Erianthus* than in genuine *Saccharum*-species. JESWIET's opinion that "*Saccharum*" *arundinaceum*, "*S.*" *munja* and "*S.*" *ciliare* belong to the genus *Erianthus* is therefore confirmed by their cytology.

HACKEL ¹⁾ unites "*Saccharum*" *munja* with "*Saccharum*" *ciliare*. Morphological considerations however cause JESWIET to conclude that "*S.*" *munja* is distinct from "*S.*" *ciliare*.

The cytological inquiry has shown that "*Saccharum*" *ciliare* has 20, "*S.*" *munja* 30 chromosomes, so that they certainly are different species.

Let us now consider the chromosome numbers found a little more closely and compare them with those in related genera. As far as I know KUWADA ²⁾ is the only one, who investigated rather closely related grasses, belonging to the *Maydeae* and *Andropogoneae* cytologi-

¹⁾ Monographiae Phanerogamarum a A. DE CANDOLLE Vol. VI, F. HACKEL, Andropogoneae, p. 118.

²⁾ Y. KUWADA, l.c., p. 31—34.

cally, especially *Zea mays*. On cytological grounds he believes that he can prove that COLLINS' hypothesis that *Zea mays* is a hybrid of *Euchlaena mexicana* and an unknown species of *Andropogon* is correct. In order to test this hypothesis KUWADA enquired into the chromosomenumbers of a number of related genera. He found that *Euchlaena mexicana*, a member of the *Maydeae* has 10 chromosomes in the haploid phase, while *Coix agrestis*, also a *Maydea*, has 20 chromosomes in the diploid phase. *Andropogon sorghum* and *Andropogon nardus* also have 20 chromosomes in the diploid phase. The original chromosome number of *Zea mays* is 10, but some races of it, have a few chromosomes more; these races according to KUWADA have been derived from those which had only 10 chromosomes. Finally KUWADA found, as mentioned already, in *Ischaemum antheophoroides*, *Saccharum officinarum* and *S. spontaneum* approximately 68 chromosomes in somatic cells, but it is hardly beyond doubt, that the chromosomes of the three latter species have not accurately been determined.

As far as the *Andropogoneae*, rather closely related to *Saccharum*, are concerned, I found that the haploid chromosome number of *Imprata arundinacea*, alang-alang, is 10, that of "*Saccharum*" *nurenga*, which according to JESWIET is no genuine *Saccharum*, 15, while "*Saccharum*" (*Erianthus*) *ciliare* has 20, and "*Saccharum*" (*Erianthus*) *arundinaceum*, "*S.*" (*Erianthus*) *munja*, *Erianthus japonicus* and *E. ravennae* have 30 chromosomes each in the haploid phase.

As KUWADA had found the same diploid chromosome number for *Ischaemum antheophoroides*, *Saccharum officinarum* and *Saccharum spontaneum*, I thought it advisable to determine the chromosome number of *Ischaemum timorense*, a grass which is quite common around Pasoeroean. Both in the heterotype and in the homotype division it was very easy to count the chromosomes. Fig. 20 gives a picture of the anaphase of the homotype division of *Ischaemum timorense*; in all four of the groups, moving towards the poles, 10 chromosomes were very clearly seen, so that the haploid number is doubtless 10.

It jumps into the eye that nearly all chromosome numbers of these genera, which are rather closely related to *Saccharum* are 10 or multiples of 10. Such has been remarked already by KUWADA (l. c. p. 107), who says:

"Die Chromosomenzahl von *Zea mays* beträgt 10 bzw. 20. Die der systematisch nahe stehenden oder als Voreltern angenommenen

Pflanzen wurde in den Wurzelspitzen auch im allgemeinen zu 20 (selten ihrer viermaligen d. h. octoploiden Zahl nahe stehend), festgestellt."

KUWADA namely was of opinion that *Ischaemum*- and *Saccharum*-species with diploid 68 chromosomes were descended from forms with 80 chromosomes: the latter being octoploid in regard to species with 20 chromosomes in the diploid phase, such as are found in *Zea mays* and related genera.

"*Saccharum*" *narenga* has 15 chromosomes in the haploid phase, a number which cannot be considered to be a multiple of 10, but assuredly as a multiple of the basal number 5. It is however not impossible, that this species originated from the fusion of a gamete with 20 chromosomes with one with 10. From such a fusion a species could originate with 30 chromosomes in the diploid and 15 in the haploid phase.

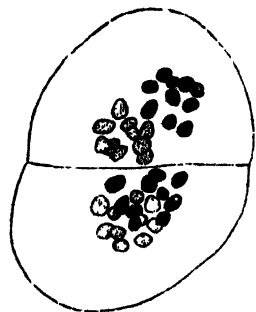


FIG. 20. *Ischaemum timorense*. Anaphase of the homotype division. Haploid chromosome number 10.
× 2300.

The numbers found point clearly to 10 (possibly 5) being the original chromosome number of the *Maydeae* and *Andropagoneae*. In that case the chromosomenumbers in the somatic cells of *Erianthus* ("*Saccharum*") *ciliare* must be considered to be tetraploid and those of other *Erianthus*-species as hexaploid.

Comparison of the chromosome numbers of *Saccharum* with those just mentioned shows, that among the chromosome numbers of *Saccharum* multiples of 10 also occur. *Tananggé* possesses 30 chromosomes in the haploid phase, *Saccharum officinarum* and *Glagah Tabongo*, notwithstanding their great differences, 40 each. *Hitam Rokan* has 55 chromosomes in the diploid phase. This cane is doubtless a hybrid, probably between *Saccharum officinarum* and a cane-species with 15 chromosomes.

We therefore find chromosome-numbers, which are multiples of 10 or 5, in the case of four very different forms of *Saccharum*, while these are also the lowest ones found so far in *Saccharum*. The other original *Saccharum*-forms, of which I determined the chromosome number accurately, are *Chunnee*, *Loethers* and *Saccharum spontaneum* of Java, all of which have more chromosomes. *Chunnee* has 91 chromosomes in the diploid phase. In the first contribution I wrote about this case: "Sup-

posing that a very small mistake has been made, the diploid chromosome-number can be fixed at 90 or 91, but it must be emphasized that 91 is the most probable one."

I have once more examined the anaphases in which I counted the chromosomes in 1920. Of the three of them, one had faded too much, in the other two clearly 91 chromosomes were present. The diploid chromosome number of *Chunnee* consequently is not a multiple of 5. *Loethers* has doubtless 99, not 100 chromosomes, in the anaphases of the reduction division; its number consequently is no multiple of 10 either. The same applies to *Saccharum spontaneum* of Java and to a *glagah*-variety of Soembawa, each with 56 chromosomes.

The fact that all genera, closely related to *Saccharum*, so far examined, have chromosome numbers 10 or multiples of 10, while some *Saccharum*-species also have chromosome numbers, which can be considered as members of a series with the basal number 10, points strongly to *Saccharum* also having 10 as the basal number. The fact, that *Saccharum* forms occur, which no longer can be derived from this basal-number, is no proof against this supposition. In other genera also, deviating numbers have been found, between the chromosome numbers of a series. Miss BLACKBURN and HARRISON¹⁾ found in *Populus* the haploid chromosome numbers 19 and 38. In the closely related genus *Salix* they found in a large number of species the same haploid numbers, but also a species with 57 chromosomes. Doubtless the basal number of the *Salicaceae* is 19, yet two deviations occur, for once the haploid number 22 and another time 44 was found.

Another example of a series of chromosome numbers with some deviating ones, was furnished by LJUNGDAHL²⁾ in the case of *Papaver*. The basal number 7 was found by him in 8 species; 2 species had 14 chromosomes in the haploid phase, one species 21 and another 35. But also one species with 11 and another with 22 chromosomes were found. If the basal chromosome number of *Saccharum* really is 10, *Tananggé* must be considered as a hexaploid form and *Saccharum officinarum* and *Glagah Tabongo* each as an octoploid one. That *Ischaemum anthephoroides*

¹⁾ KATHLEEN B. BLACKBURN and J. W. HESLOP HARRISON. A preliminary account of the Chromosomes and Chromosome Behaviour in the *Salicaceae*. Ann. of Botany **38**. 1924, p. 361.

²⁾ HILDUR LJUNGDAHL. Zur Zytologie der Gattung *Papaver*. Svensk Botanisk Tidskrift. **61**, 1922. p. 102.

really has 10 chromosomes, seems almost certain, because I myself found 10 chromosomes in *Ischaemum timorense* in the haploid phase.

It is, from the considerations mentioned, therefore highly probable that the chromosome number of *Saccharum* is 10.

There is a consensus of opinion that within the genera the species with the higher chromosome numbers have originated from those with the lower ones. In many genera the original basal number persists among much higher ones. This makes it probable that in the genus *Saccharum* the original basal number 10 has once existed and that those species which have a higher number have arisen from species with 10 chromosomes.

The genus *Saccharum* has systematically but very incompletely been described. Forms such as *Hilam Rokan* and *Tananggé* were entirely unknown before the experiment station obtained them in 1916 and 1921. Now it happens, that it are just these forms which have the lowest chromosome numbers so far known in *Saccharum*. *Glagah Tabongo*, also, a cane obtained in 1921 by the Experimentstation, has a chromosome number, which for *Saccharum* can certainly be called a low one. The fact, that in recent years several kinds of cane have been received, which turned out to have a low chromosome-number, makes it very probable that still other species of *Saccharum* with a low chromosome-number exist. It is therefore by no means impossible that in future *Saccharum*-species will become known with a chromosome-number still nearer to the original one.

RESUMÉ.

Glagah Tabongo of North Celebes, has the same haploid chromosome-number as *Saccharum officinarum*, to wit 40, so that the diploid number must be fixed at 80.

KUWADA also found the same chromosome number for *S. spontaneum* and *S. officinarum*, so that probably there exists, besides the *Saccharum spontaneum* of Java with its 56 chromosomes in the haploid phase, a group of *glagah*-varieties with only 40, chiefly distributed over islands to the North of Java.

Tananggé, a *Saccharum* of North Celebes, which also occurs on Borneo has 30 chromosomes in the haploid phase, so that 60 must be considered to be its diploid number. Morphologically *Tananggé* differs distinctly from all *Saccharum*-species known so far. This fact, supple-

mented by its low chromosomenumber 30, and a normal reduction division, makes it very probable that *Tananggé* belongs to a species of *Saccharum* as yet unknown.

Hitam Rokan of Sumatra has 55 chromosomes in the diploid phase. As a rule a rather constant number of gemini and of univalent chromosomes is present during the reduction division, which clearly points to *Hitam Rokan* being a hybrid between two species with different chromosome numbers. Some morphological characters which *Hitam Rokan* has in common with *Saccharum officinarum* point to the latter being one of its parents. In that case the other parent would probably be an unknown cane with 15 chromosomes in the haploid phase.

"*Saccharum*" *ciliare*, which JESWIET transfers on morphological grounds to the genus *Erianthus* has 20 chromosomes in the haploid phase.

"*Saccharum*" *arundinaceum* (glonggong) and "*Saccharum*" *munja*, both also belonging to *Erianthus*, possess, just as *Erianthus ravennae* and *E. japonicus*, 30 chromosomes in the haploid phase.

Preparations of the dividing pollen-mothercells of "*Saccharum*" *ciliare*, "*Saccharum*" *arundinaceum*, "*Saccharum*" *munja*, *Erianthus ravennae* and *E. japonicus*, have some points in common in which they differ from genuine *Saccharum*-species f.i. the size of the nuclei. JESWIET's opinion, that "*Saccharum*" *ciliare*, "*Saccharum*" *arundinaceum*, and "*Saccharum*" *munja* belong to the genus *Erianthus* is therefore supported by the cytology of these plants.

"*Saccharum*" *ciliare* has 20, "*Saccharum*" *munja* 30 chromosomes in the haploid phase.

HACKEL's opinion that "*Saccharum*" *munja* and "*Saccharum*" *ciliare* belong to one and the same species finds no confirmation either on morphological or on cytological grounds.

"*Saccharum*" *narenga* has 15 chromosomes in the haploid phase, *Imperata arundinacea* (alang-alang) and *Ischaemum timorense* 10 each.

Very generally chromosome numbers occur among *Andropogoneae* as well as among *Maydeae*, which are equal to 10 or multiples of this number. In the genus *Saccharum* multiples of 10 also occur. Probably the original chromosome number of *Saccharum* has been 10, while from species with that number, the *Saccharum* species with higher chromosome numbers have originated.

PISUM CROSSES — A CORRECTION

by

ASLAUG SVERDRUP

Student of the John Innes Horticultural Institution

(received Nov. 28, 1925)

WELLENSIEK, in his last paper on *Pisum* (Genetica VII, p. 1—64, 1925) claims to have found a new linkage-group containing no less than six pair of factors.

Purple	— pink	B —b
Blunt pod-apex	— acute apex	Bt.—bt.
Straight pod	— curved pod	Cp.—cp.
Green pod	— yellow pod	Gp.—gp.
Strong membrane in pod	— thin membr.	V —v
Thick pod wall	— thin wall	N —n

Of these characters several present ambiguities of determination and recognition, but with that difficulty I do not propose to deal.

In working out these linkages the author seems not to be aware that in three instances the factors, according to his own statement went in as DR × DR. Anyone familiar with the study of linkage will know that here the two middle terms are increased in F₂ and the top-dominant and bottom-recessive classes are diminished as compared with the 9 : 3 : 3 : 1 ratio of free segregation. An example will perhaps best elucidate the mistake made. On p. 35 we are given the F₂ numbers from a cross between the purple curved acute variety *Krombekdoperwt* and the pink straight and blunt variety *Lathyrusbloemige Capucijner* (BB cp cp bt bt × bb Cp Cp Bt Bt). The factors B—Cp were in F₂ found to segregate as follows:

	B Cp	B cp	b Cp	b cp
	384	87	107	44
theor. exp.	349.2	116.4	116.4	38.8

Finding the deviations from expected numbers too big, the author concludes that a linkage must exist between B and Cp. A linkage of 1.5 : 1 he finds will give a theoretical expectation of

$$367.3 : 99.6 : 99.6 : 56.0$$

a result which is apparently in better agreement with the actual numbers. Now if the cross had been of the type DD \times RR this would have been quite correct. But in this case, when the factors entered into the cross as DR \times DR, a 1.5 : 1 linkage would give the theoretical expectation

$$335.9 : 130.6 : 130.6 : 24.9$$

numbers which agree even less with the actual result than those obtained by assuming free segregation. It is not clear why the two end-terms should come too big, but evidently the reason cannot be linkage.

The evidence for a linkage existing between purple and blunt (B—Bt) and between green pod and curved pod (Bp—Cp cross 14) is based on a similar error. Even apart from this consideration, the existence of any such linkage B—Bt is, in view of what is already known of peas, most improbable. KAPPERT (1924) found a linkage between round cotyledon and blunt pod. The above mentioned linkage therefore would bring round and purple, and further also reduced stipules and acacia, into the same group of linked factors. But from our own work we have ample evidence that free segregation takes place between the round-tendrilled group as opposed to the purple-stipuled group.

It is perhaps also worth mentioning that the author (p. 19) seems to regard violet and red pod as due to the effect of a special allelomorphic pair. In my experience violet and red pods only represent different phenotypical expressions of the same factor. The factor for anthocyanin in the pod will in a green-podded plant give violet or red pods respectively, according to whether the flowers were purple or pink; in a yellow-podded plant the same factor will always give red pods. No-anthocyanin in pods means that they are green or yellow.

EINIGES UEBER DIE CORRIEDALE-SCHAFE NEU SEELANDS

von

J. P. LOTSÝ

In „The Corriedale, New Zealand's Contribution to the Sheep World", 1924, nennt G. H. HOLFORD (B. Sc.: Agric.) diese, aus Merino's und Langwollschafen hervorgegangene Tiere „possibly the finest combination wool and muttonbreed in the world".

Die ersten Corriedales wurden von Mr. JAMES LITTLE aus Romney's, welche er Anfang der sechziger Jahren von Schottland, im Auftrage des Dr. WEBSTER, nach Neu Seeland brachte, mit dort bereits vorhandenen Merino's gezüchtet. Eigentlich hatte damals, als es noch keine Gefriereinrichtungen in Neu Seeland gab, diese Einfuhr von Romney's keinen Sinn, denn Schafsfleisch war ziemlich wertlos und Wolle wurde in bester Qualität und genügender Menge von den dort gezüchteten Merino's geliefert.

Ueber den Verlauf seines Zuchtversuches berichtet Mr. LITTLE selber:

„This was how the whole affair started. I imported from Home 22 Romney Marsh ewes and 9 rams (Romney) for Dr. WEBSTER, but when his neighbouring squatters met him they ridiculed the idea, stating that the native tussock would not carry the pure bred Romney Marsh. At that time there was no English grass on either Balruddery, an adjoining property, or Corriedale.

Dr. WEBSTER told me that his neighbouring squatters assured him he had made a great mistake in bringing these sheep to this country. My answer was that, with his consent, I would start a half-bred flock provided I could get a few other breeders to start in the same way so that we could exchange rams to prevent the sheep becoming in course of time too sib or inbred. When Dr. WEBSTER mentioned my proposals

to his neighbours and station managers, they and their shepherds went dead against them, ridiculing them in no unmeasured terms, and, as far as I was concerned, nothing but derision was heaped on my head. But as luck would have it, I became most successful with the Romney flock ¹⁾, winning a great many prices and selling rams ²⁾ at big prices especially in Canterbury. This gave Dr. WEBSTER more confidence, and in course of time he gained courage. He told me he would give me 600 half-bred ewes to experiment with (This was about 1866—1868).

When we docked the lambs I kept what I thought the best of the half-bred ram-lambs to put to the 600 ewes. The ewes had a distinguishing mark, and were put to graze all the winter with the other half-bred ewes. Before lambing, however, they were drafted off so as to lamb by themselves and at docking time the progeny were earmarked and branded and were grazed with the halfbreds out of the Merino ewes until shearing time. They (die F_2 Tiere also) were then drafted and compared with the half-breds.

They were shorn separately, the wool was weighed and compared by the wool sorters with the wool from the halfbreds and inbred hoggets. (Unter „inbred hoggets“ sind wohl reine Merino-jährlinge zu verstehen). It was found that their wool had a slight advantage in both weight and quality, and the sheep had a most decided advantage in conformation. It was found also that they had fewer of the bad points of the Merino as a mutton sheep.

Offenbar betrachtet LITTLE also die F_2 Tiere als den F_1 Tieren so ziemlich gleich, nur etwas besser; d. h. also der ursprüngliche Bastard Romney \times Merino wäre constant!

So allein auch lässt sich folgender Satz erklären: „As time went on, Dr. WEBSTER, being completely satisfied, allowed me to put inbred rams (dass soll hier wohl heissen F_2 Tiere) to the whole of the „Corriedale“ half-bred ewe flock. Da die F_2 Tiere als den F_1 Tieren gleich betrachtet wurden, eine Meinung, welche, wie wir sehen werden, noch vielfach in Neu-Seeland verkundet wird, da man, mit andern Worten, glaubte einen constanten Bastard erhalten zu haben, war es, in der Tat, indifferent ob man F_1 oder F_2 Tiere für die Weiterzucht benützte.

Ganz klar ist aber, wie aus obigen nötigen Erklärungs-Zusätzen her-

¹⁾ Gemeint ist wahrscheinlich Halbblut Merino's durch Kreuzung mit den Romney's erhalten.

²⁾ Gemeint ist wahrscheinlich F_1 Merino \times Romney Widder.

vorgeht, die Geschichte dieser ersten „Corriedales“ nicht, was jedoch nicht so schlimm ist, da, nach Dr. WEBSTER's Tod, dessen Corriedale's verkauft wurden und die Herde auseinander ging, so dass sie an den jetzigen Corriedales keinen Anteil hatten.

Nach Dr. WEBSTER's Tod, fing Mr. LITTLE an für eigene Rechnung Corriedale's zu züchten, wobei er anscheinend, sonderbarerweise, keinen Gebrauch von den von ihm schon für Dr. WEBSTER gezüchteten Tieren machte.

Darüber berichtet „The New Zealand Farmer“ folgendes, das ich hier uebersetze.

„Mr. LITTLE ging gen Norden und nahm auf eigene Rechnung Land bei Allandale in North Canterbury auf und, wie er sagt, „went in for the breeding of Corriedales neck and crop, and I put all my eggs in one basket.“ Dies zeigte wohl, dass er wenigstens Zutrauen in dem neuen Gedanken hatte, und spätere Geschehnisse haben gezeigt, dass er Recht hatte.

Er fing in 1878 oder 1879 mit der Züchtung einer Herde an, indem er die „biggest-framed and sturdiest looking“ Merinomutterschafe, die käuflich waren, erwarb.

Zu dieser Zeit wurden alle Zuchttiere der Romney und Lincoln Rassen des verstorbenen Dr. WEBSTER versteigert und kaufte LITTLE Lincoln-Widder aus dieser Zucht und auch Lincoln-Widder von Mr. GEORGE SUTTON von Southland. Von 100 der besten Widderlämmer aus diesen Mutterschafen (d. h. also von Merino's durch Lincoln-Widder beschlagen) wurden bloss die 20 besten zur Weiterzucht verwendet. Diese wurden mit den besten der Halbblutmutterschafen, aus den Merinomutterschafen und den SUTTON und WEBSTER (Lincoln) Widdern geboren, gepaart.

„The flock did very well *under heavy culling* and careful management“ d. h. Die (F_2) Herde gab, bei *strenger selection* und sorgfältiger Versorgung sehr befriedigende Resultate. Die hauptsächlichsten Fehler waren eine Neigung zu abfallendem Kreuz (too much droop in the tail), rauhaarige Hüfte, zu schwache Schulter und ein zu geschlossener Stand.

Diese Fehler sollten beseitigt werden, da LITTLE sich als Ideal gestellt hatte, die Züchtung eines Schafes mit dem soliden, gut geformten Körper eines Shropshire oder eines Southdown, dicht bewachsen mit der besten Qualität von Halbblutwolle.

Es sei vorgreifend, bemerkt dass zumal letzteres noch das Ziel der Neu-Seeländischen Corriedale-Züchter ist, d. h. dass sie sich die Aufgabe gestellt haben ein F_1 Tier, wenigstens in Bezug auf die Eigenschaften seiner Wolle constant zu züchten, also etwas versuchen dass dem constant Züchten von blauen Analusiern unter den Hühnern analog sein würde.

Aus der weiteren Geschichte geht hervor, dass eine zu einseitige Selection auf feine Wolle, die Herde wieder bedenklich nahe an die Merino's gebracht hatte, (offenbar war also der F_1 typus der Wolle keineswegs constant) was durch Ankauf eines grobhaarigen Merino-schlages, des sogenannten Murray-typus (ursprünglich in Australien gezüchtet) rectificirt wurde. Diese Einfuhr von auswärts beeinflusste aber, zu einem gewissen Grade „die Constanz der Zucht, welche durch consequente und sorgfältige Innzucht erreicht worden war“.

So weit die Erkundigungen gehen, gibt es aber zur Zeit auch von dieser Mr. LITTLE'schen Corriedale Zucht keine Nachkommen mehr in Neu Seeland.

Informationen zu Folge welche ich später von Herrn H. T. LITTLE, dem Sohne des Herrn JAMES LITTLE bei einem Besuche an seine Corriedale-Herde erhielt, hat sein Vater sowohl aus Merino \times Romney, wie aus Merino \times Lincoln Corriedale's gezüchtet, und waren die F_1 Tiere, da sowohl die Merino's wie die Romney's und Lincolns von Hochzüchten stammten recht einförmig, während es unter deren Nachkommen so wohl bessere wie schlechtere Tiere als die F_1 's gab.

Da es aber, wie gesagt, jetzt keine Nachkommen dieser ursprünglichen Corriedales mehr in Neu Seeland giebt, wenden wir uns lieber an die noch jetzt vorhandene

AELTESTE CORIEDALE-HERDE¹ NEU SEELANDS

So gar bevor Mr. JAMES LITTLE für eigene Rechnung mit der Zucht anfang hatte die New Zealand and Australian Land Company angefangen Corriedales auf der Levels Estate in der Nähe von Tīmaru auf der Süd-Insel zu züchten, welche Zucht bis zum heutigen Tage fortgesetzt wird und also die älteste Corriedale Herde Neu Seelands ist.

Mr. W. S. DAVIDSON, der mehr wie 40 Jahre Director der genannten Gesellschaft war, erzählt ueber den Ursprung seiner Corriedale's folgendes:

„Ich fing die Zucht in 1874 mit 1000 reingezüchteten Merino Mutter-schafen an, welche ich mit reingezüchteten Lincoln Widdern kreuzte,

und jetzt haben wir eine Herde von ungefähr 10.000 Schafen von welchen 1500 die eigentliche Zuchtherde bilden (form an inner stud flock). Ich machte *persönlich die sehr scharfe Auslese* (I personally culled the progeny of these sheep very heavily) um den erwünschten Typus zu erhalten, und nach meiner Rückkehr nach England setzte Mr. C. N. ORBELL, die Zucht auf der von mir gelegten Grundlage mit Erfolg fort.

Die 1000 Merino Mutterschafe, sehr rein gezüchtete und zu hoher Volkommenheit gebrachte Tiere, konnten dadurch erhalten werden, dass die Levels Estate ihre Merino-zucht einschränken wollte. Wie gesagt wurden diese mit reingezüchteten Lincoln Widdern gekreuzt. Danach wurden die jungen Halbblut-mutterschafe mit Widdern aus derselben Halbblut-Herde gepaart, und so auch weiterhin immer Innzucht getrieben.

Wäre eine solche Halbblut-Herde sich selber ueberlassen worden, so würde man natürlich schon in F_2 eine grosse Vielförmigkeit erwarten, die sich dann bei freier Anpaarung wohl so ungefähr, auch in späteren Generationen, erhalten würde.

Dies geschah aber nicht weil scharfe Auslese gemacht wurde:

„Ich schreibe den Erfolg daran zu, verfolgt Mr. DAVIDSON, dass die Schafe, welche zur Gewinnung der Halbbluttieri verwendet wurden, reingezüchtet waren und zu der Sorgfalt mit welcher von deren Nachkommen *nur solche Tiere ausgewählt wurden als dem verlangten Typus am nächsten kamen*. Nach fast ein halbes Jahrhundert Innzucht hat die Herde nichts in Grösse oder Constitution verloren, im Gegenteil gewonnen.“

NEUERE CORRIEDALE HERDEN

In Vol. XIX 1923 des „Flock Book of the New Zealand Sheep Breeders' Association“, das Lincoln, English Leicester, Border Leicester, Romney Marsh, Southdown, Shropshire, Merino, Ryeland, Suffolk, Dorset Down, Corriedale und Halfbred Züchten umfasst, kommen nicht weniger wie 123 Corriedale-Herden vor.

Die Geschichte der meisten dieser Herden ist in früheren, mir nicht zugänglichen, Bänden des Flockbooks gegeben, das hier Erwähnte genügt aber schon um zu zeigen, wie verschiedenes man in Neu-Seeland unter Corriedale's versteht. So finden wir z. B.:

J. B. CORAM, Flock no. 114: This flock was founded about the year 1900 by mating *Border Leicester rams*, bred by MOSLEY, Inchclutha,

with *Merino ewes* bred by ROSS and GLENDINING, Blackstone Hill.

The sires used in the flock were bred by the Gladbrook Estate at Middlemarch, by the N. Z. and Australian Land Co. Lt. (Flock no. 1 of the Flockbook); by JAS. LITTLE, Woodgrove; by L. WHITE (Flock no. 9); and by D. MURRAY, Clydevale.

The Flock in June 1923, consisted of 32 one-shear ewes, 48 two-, three- and four-shear and 16 ewelambs. (Registered 1923).

Da, wie wir sahen, die Corriedales der N. Z. and Australian Land Co. aus der Kreuzung von *Merino's* mit *Lincolns* hervorgingen, sind *an diesen Corriedales* wenigstens *Merino's*, *Border Leicester's* und *Lincoln's* beteiligt.

WAS SIND NUN CORRIEDALE'S

Aus obigem geht schon hervor dass Corriedale's polyphyletisch in Ursprung sind; in der Tat sind sie aus Kreuzungen verschiedener Rassen von Langwoll-Schafen hervorgegangen.

HELFORD, l. c. p. 8, nennt u. A.:

„The late JOHN STRINGFELLOW's flock, founded 1888 with *Lincoln-Merino* cross; the CHAS. ENSOR's founded 1889, *English Leicester-Merino* cross; Mr. L. S. B. SHRENNAN, founded 1900, *Border Leicester-Merino* cross; Mr. JOHN P. MC INTYRE founded 1899, *Romney Marsh-Merino* cross.

DIE REGISTRIRUNGS-BEDINGUNGEN

In einer Versammlung der New-Zealand Sheepbreeders Association (South-Island) vom 13 März 1903, wurde der Entschluss gefasst ein Register (Record) der Experimente, die Bezug haben aus das Züchten von Corriedales und durchgezüchteten Halbblutschafen (inbred half-breed sheep) anzulegen, unter den folgenden Bedingungen:

- 1) Dass das Register beschränkt bleibt auf Experimente zwischen anerkannt rein gezüchteten Langwoll-schafen und *Merino's* oder Nachkommen von diesen.
- 2) Dass solche Experimente ununterbrochen seit 5 Jahre vor der ersten Eintragung in das Register fortgesetzt gewesen sein müssen.

In dem in 1905 herausgegebenen Flockbook sind 8 Corriedale Herden registriert, welche gehörten an JAMES LITTLE, JOHN WITHELL, R. and J. REID, der New Zealand and Australian Land Co. (Levels),

ENSOR Brothers, WATSON SHENNAN, JAMES STRINGFELLOW and JOHN STRINGFELLOW.

Im Flock Book von 1914 sind bereits 24 Herden eingeschrieben, welche Zahl in 1923, wie wir sahen auf 123 gestiegen war.

In 1916 wurden die Bestimmungen verschärft:

„Es wurde zur Aufnahme in dem Flock Book verlangt, dass die Herden die Nachkommen von Halbblut Widdern und Halbblut Mutterschafen sein müssen, welche nicht weniger wie 15 Jahre in und in gezüchtet sind, während der Anfang die Nachkommenschaft von Merino's mit irgend einer reinrassigen Art von Schafen mit langer Woll gewesen sein soll.“

Wie wir gesehen haben wird diese Bestimmung so aufgefasst, dass man in einer und derselben Corriedale Herde Tiere verwenden darf mit ganz verschiedener Ascendenz betreffende der Langwoll-Rasse, d. h. also, man darf z. B. in einer Leicester-Merino Herde auch Romney-Merino's, Leicester-Merino's u. s. w. benutzen.

In jenem Jahre in welchem diese Bestimmung gemacht wurde, liefen Registrirungs-Anfragen von Besitzern von 20 Herden ein. Diese gaben vollständige Auskunft ueber die Weise in welcher ihre Schafe gezüchtet worden waren, während sie auch die Herkunft (breeding of) der Widder welche sie in ihren Herden benutzten, angaben.

Der Ausschuss der Association ernannte einen Inspector, der sich die zur Registrirung angemeldeten Herden ansah und den Auftrag hatte nur solche zu acceptieren als mit dem verlangten Modell (standard) übereinstimmten.

In einigen Fällen wurde einem grossen Prozentsatz der Mutterschafen die Registrirung verweigert, woraus eigentlich schon, was übrigens ganz klar ist, hervorgeht, dass die 15 jährige Innzucht einer F₁ Generation keinerlei Gewähr für Constanz bietet.

DAS RESULTAT

Mr. HOLFORD l. c. p. 9 sagt darüber folgendes:

„Wie aus dem Gesagten hervorgeht, sind Romney's, Lincolns, Englische und Border Leicesters an dem Aufbau der jetzigen Corriedale's beteiligt. Durch Widder-austausch ist Blut von mehr als einen Langwoll-Rasse in die Herden eingeführt worden, in andern, wurde, wie das Flock-book zeigt, die Anfangskreuzung z. B. Lincoln-Merino bis zum Ende beibehalten. Was besser ist, darüber sind die Züchter nicht einig.

Wenn man nach der Zahl der Herden welche Lincolns benutzen urteilt, scheinen Widder dieser Rasse den Vorzug gehabt zu haben und zweifellos sind ausgezeichnete Tiere aus dieser rein gehaltenen Kreuzung hervorgegangen. Andere bevorzugten aber etwas Leicester (Englische oder Border) in die Lincoln-Merinobasis hinein zu bringen, weil sie meinen so ein besseres und früher reifes Carcass erzielen zu können. Das war auch die Meinung von Mr. JAMES LITTLE.

Heute aber, infolge sorgsamer Paarung und *Auslese* sind die besten Herden auffallend einförmig geworden, dennoch gibt es zwischen verschiedenen Herden gewisse Verschiedenheiten je nach den Gesichtspunkten der betreffenden Züchter. Die Hauptverschiedenheiten betreffen der Wolle, welche einigen feiner wünschen wie andern."

Wenn man in Neu Seeland versucht genauere Aufschlüsse ueber das Ideal zu erhalten, das sich die Züchter bei der Zucht von Corriedale's gestellt haben, bekommt man sehr allgemein die Antwort: eine constante Rasse zu erhalten welche den F_1 Tieren möglichst ähnlich ist; mancher Züchter behauptet sogar dass diese F_1 Tiere in und in gezüchtet constant *sind*, eine Meinung welche offenbar durch das Flockbook gefördert wird, indem es, durch seine Bestimmung dass 15 Jahre Innzucht zur Aufnahme in das Flockbook erforderlich sind, die Auffassung stützt dass eine F_1 generation bloss durch Innzucht constant zu machen sei. Als ich meinen, natürlich sehr gerechten, Zweifel darueber äusserte, wurde mir in höflicher Weise entgegen gehalten, dass ich, was ganz richtig war, keine Erfahrung in dieser Angelegenheit hatte und stellte es sich heraus dass eine Discussion nutzlos war, weil der Züchter meistens völlig ueberzeugt war, dass er im Recht und ich im Unrecht war.

Nur auf eine, auf der Hand liegende Frage, weshalb man, wenn man den Typus der F_1 Tiere für so gut hielt nicht einfach immer solche von neuem machte, erhielt ich die befriedigende Antwort, dass solches nicht möglich war, weil man nicht genug Merino-Mutterschafe erhalten konnte.

Ueber diese Angelegenheit sagt HOLFORD l. c. p. 11:

„Halbbluttiere der ersten Kreuzung sind zweifellos gute Schafe, aber eine genügende Anzahl derselben ist nirgends erhältlich. Bisweilen werden Halbblut Widder der ersten Kreuzung auf Halbblut Mutterschafen benutzt, aber wie jeder Untersucher voraussagen kann, ist die Nachkommenschaft einer solchen Kreuzung variabel. Die fort-

währendе Innzucht, welcher die Corriedales unterworfen wurden, macht, *nach der Meinung vieler*, Widder dieser Rasse (breed) mehr prepotent als ein Halbblut der ersten Kreuzung, und *sie meinen* dass die Nachkommen sowohl in Bezug auf Wolle wie auf Carcass mehr gleichmässig sind."

Aus den vor mir cursivirten Worten geht wohl hervor dass auch Mr. HOLFORD an diese Meinung der Züchter zweifelt, solches ganz offen auszusprechen ist aber in Neu Seeland nicht ohne Bedenken, da Corriedale's zu hohen Preisen — einer der von mir besuchten Züchter erhielt £ 3000 für 110 Corriedale Widder, also fast 330 gulden für das Stück — z. T. nach dem Ausland als Zuchttiere verkauft werden. Dieser Züchter meinte aber selber das die Käufer, Amerikaner, „won 't make much of what they bought", zu welcher Äusserung kein Grund vorläge falls die Tiere wirklich constant wären.

Es ist aber wahr, dass die Corriedale-Herden welche einem bei den besten Züchtern vorgeführt werden in hohem Grade einförmig sind und es hat mich viel Mühe gekostet, die muttmaassliche Ursache dieser Tatsache auf zu decken, wobei ich mich der grossen Mitwirkung verschiedener Personen, welche nicht direct bei der Zucht interessirt waren und zumal der Mitwirkung des Ackerbau-Ministeriums erfreute; ohne diese Hilfe wäre es mir sicher nicht gelungen sogar das Wenige ausfindig zu machen, was ich im nächsten Hefte dieser Zeitschrift mit zu teilen hoffe.

(Wird fortgesetzt)

BOEKBESPREKING

J. G. GUNNARSON. Monografi över Skandnaviens *Betulae* med 32 Planscher, klein 4°, 135 pp. I distribution J. G. GUNNARSON, Arlöv 1925.

De laatste 10 bladzijden van deze zeer belangrijke monographie bevatten de, in het Duitsch geschreven, samenvatting der resultaten; de rest van het werk is in 't Zweedsch gesteld.

Bijna 30 jaar heeft de auteur aan zijn onderzoekingen, grootendeels in de vrije natuur verricht, gewijd. Literatuurstudie bracht hem weinig hulp, daar Zweedsche, zoowel als niet-Zweedsche, auteurs eenig bleken te zijn in oneenigheid: „geen hunner had dezelfde opvatting als de andere, noch in de beschrijving der soorten, noch ten opzichte van hun aantal, en al evenmin ten opzichte van de omgrenzing der begrippen: soort, variëteit, vorm enz.” De auteur gaat dan voort:

„Die letzten drei grossen Deutschen Arbeiten von HUBERT, WINKLER, C. SCHNEIDER und ASCHERSON und GRAEBNER erleichterten das Verständnis des Genus nicht, sondern erschwerten es im Gegenteil, da sie fortwährend Hybridformen als Arten anführten, z.B. *Betula urticaefolia* (bei WINKLER) oder auch als Varietäten, z.B. *Murithii*, *carpatica*, *laciniata*, *obscura*, *Ullepetschiana* u.s.w.”

Zijn veeljarige berkenstudien leidden den auteur tot de opvatting „dass wir in Skandinavien nicht so viele Arten haben, (aber) dass diese Arten, mit Ausnahme von *Betula nana* sehr selten rein zu finden sind, und dass die allermeisten von den bei uns wachsenden *Betula*-Individuen Hybriden sind oder Kreuzungen zwischen Hybriden, oder auch zwischen Hybriden und reinen Arten. Diese Ansicht unterstützt auch die Tatsache der *Alnus*-Hybridisierung im nördlichen Schweden, wo die Kreuzung *Alnus incana* \times *glutinosa* in Jämtland und Lappland wächst und sich in zahlreichen Uebergangsformen vermehrt, ohne das irgend eine der reinen Arten dort in der Nähe vorkommt.”

De auteur drukt dan cursief, wat ik hier ook cursief laat zetten:

„Unsere Birkenarten kreuzen sich nicht nur untereinander, sondern erzeugen auch, wenigstens zum grossen Teil, mehr oder minder fertile Bastarde, die wieder ihrerseits sich sowohl unter einander, als auch mit anderen Hybriden ihrer Gattung sowie mit den reinen Arten zu kreuzen vermögen. Im Laufe der Zeit haben diese Hybridformen ein zahlenmässiges Uebergewicht gewonnen und sind allmählich z. T. kräftiger geworden als die Hauptarten, die reinen Arten oft verdrängend, so dass grosse Birkenbestände bei uns jetzt ausschliesslich aus Kreuzungsformen bestehen, die sich von 2 oder sehr oft 3, seltener, und nur bei einzelnen Individuen von 4 Arten herleiten. Diese Kreuzungsformen stehen oft in Wuchs und Blattform einer der Hauptarten recht nahe, können sich aber im uebrigen in bezug auf Stamm- und Zweigrinde, Kätzchen, Früchte, Deckschuppen und Behaarung u.s.w. von der betreffenden Art stark unterscheiden. Zuweilen trifft man ganze Bestände, die in Wuchs- und Blattform nahezu uebereinstimmen und also auf ein und dieselbe Art hindeuten, aber die einzelnen Individuen weichen doch meist in bezug auf andere Kennzeichen stark von einander ab. Da bei einer Doppelkreuzung nicht weniger als 4 Arten beteiligt sind, nimmt sie oft ein monströses Aussehen an und ähnelt selten in auffälligem Grade einer der Hauptarten. Die reinen Arten sind alle, mit Ausnahme von *B. nana*, selten.“

Het eindresultaat waartoe de auteur, wiens werk een ieder, die in systematiek of evolutie belangstelt ten zeerste ter lezing en bestudeering worde aanbevolen, komt is:

„dass die meisten sowohl in Skandinavien als im uebrigen Europa wachsenden Birken Hybriden sind. Die Formgruppe *B. concinna* × *pubescens* × *verrucosa* dürfte sicher die zahlreichste sein, besonders wo *B. pubescens* als subsp. *suecica* mit ingeht.“

Wat de auteur hier van *Betula* zegt, geldt naar de overtuiging van Referent van een groot aantal andere groepen; *Solidago* en *Aster* in Amerika, *Hebe* (syn. *Veronica* sect. *Hebe*) in Nieuw-Zeeland, *Eucalyptus* in Australië, zullen zich, bij nader onderzoek, wel zeker als dergelijke gevallen ontpoppen; alleen zoo lang als de systematiek voortgaat met ieder bastaardsplitsingsproduct als soort, varieteit of vorm te beschrijven kan men de illusie blijven huldigen dat er variabele „soorten“ bestaan.

Wat de auteur ten dien opzichte van zijn onderzoek van originaal-exemplaren zegt is zeer leerzaam en 't spijt mij, dat plaatsgebrek mij

noodzaak mij tot de eerste alinea van zijn uiteenzetting van dit punt te beperken:

„Als WALLROTH in „Schedulae critici" seine „*Betula glutinosa*" beschrieb hat er sicher eine oder mehrere verschiedene *B. concinna*-Hybriden als „Modell" für die Art gehabt, höchstwahrscheinlich *B. concinna* \times *verrucosa*. Das Originalexemplar von HAMPE's „*Betula ambigua*", das ich untersuchte, erwies sich als *B. concinna* \times *verrucosa* f. *intermedia*.
LOTSY.

SWOBODA, HERMANN, 1924. — *Familiärer Krebs mit siebenjähriger Periodizität*. Wiener klin. Wschr. 1924. No. 11. 2 pp.

SWOBODA, H., 1925. — *Siebenjährige Periodizität in der Nachkommenschaft von Trinkern*. Wien. Klin. Wschr. 1925. No. 9.

Het principe, dat een zevenjarig levensrythme bij de erfelijkheid een rol zou spelen is aan grooten twijfel onderhevig. Het niet algemeen zichtbaar zijn van zulk een principe voert dan ook tot het scheppen van hulphypothesen, welke de periodiciteit in de meeste gevallen onzichtbaar moeten maken. Dat gevallen voorkomen, waarin een zevenjarige periode *schijnt* voor te komen behoeft echter allerminst te verbazen. Voor kanker geeft SWOBODA in het eerste artikel als voorbeeld een familie met 8 kinderen, waarvan 3 kanker kregen. Deze waren met tusschenruimten van 7 jaar geboren.

In het tweede artikel vinden wij een familie van een drankzuchtige beschreven. Van 10 kinderen waren slechts 2 gezond, geboren toen hun moeder 27 j. 3 mnd. en 35 j. 8 mnd. was. Hier wordt de voorstelling gegeven, dat het minderwaardige kiemplasma van den vader in het algemeen dominant is, maar het levenskrachtige moederlijke kiemplasma in de optima der zevenjarige periode niet kan schaden. In een andere familie vinden we juist het omgekeerde: uit 14 kinderen, zijn twee ziek, geboreh toen de moeder 27 j. 8 mnd. resp. 34 j. 9 mnd. oud was.

Dit zijn gevallen zooals er meer te vinden zullen zijn. Datzelfde zal echter wel het geval zijn met alle mogelijke perioden, die men vast wil stellen. Ik kan mij tenminste niet losmaken van de gedachte, dat een getallenmystisch element de theorie draagt.

H. N. KOOIMAN.

PISUM-CROSSES. II ¹⁾

by

S. J. WELLENSIEK (Wageningen, Holland)

(Received October 10th, 1925)

	Page
I. INTRODUCTION	337
§ 1. <i>Scope of experiments; Methods</i> , 337; § 2. <i>Materials</i> , 338.	
II. SINGLE CHARACTERS	339
§ 1. <i>Bloom</i> , 339; § 2. <i>Texture of pod</i> , 341; § 3. <i>Length of the internodes</i> , 342; § 4. <i>Hilum-colour</i> , 342; § 5. <i>Marbling of the seed-coat</i> , 343; § 6. <i>Location of the seeds in the ripe pod</i> , 344.	
III. INTERRELATION OF FACTORS	344
§ 1. <i>Cross 7, factors $A_1-Gp-P-V$</i> , 344; § 2. <i>Cross 25, factors $R-Bl-W-S$</i> , 346; § 3. <i>Cross 37, factors $R-Bl-W-Le$</i> , 350.	
IV. ANALYSIS OF SOME SPONTANEOUS CROSSES	353
§ 1. <i>Spont. cross I, factors $A_1-B-Pl-M_2$</i> , 353; § 2. <i>Spont. cross II, factors A_1-P_1</i> , 356.	
V. SUMMARY	357
LITERATURE CITED	360
APPENDIX: TABLES OF THE TOTAL F_2 -RESULTS OF THE CROSSES	361

I. INTRODUCTION

§ 1. *Scope of experiments; Methods*

In this paper the results of some new artificial *Pisum*-crosses will be dealt with. In considering these crosses we will follow the same plan as in „*Pisum*-Crosses I”, with the restriction, however, that we consider the genetical basis of the single characters only then, when some new

¹⁾ Continued from *Genetica* VII, 1925, p. 1—64.

results have been obtained, or when such characters are described for the first time by the author. If all the factors involved in a cross have already been described before, such a cross will be considered only in the chapter on the interrelation of genetic factors.

In chapter IV, moreover, we will deal with the analysis of two spontaneous *Pisum*-crosses.

§ 2. *Materials*¹⁾

The following pure varieties were used in the crosses, described in this paper:

No	Name	Characteristics studied
P ₁	Belle de Châtenay	smooth cotyledons; little bloom; long internodes.
P ₁₅	Johnson's British Empire	wrinkled cotyledons; no bloom; seeds free in the ripe pod; short internodes.
P ₁₆	Pois à brochettes	smooth cotyledons; little bloom; seeds adherent in the ripe pod („chenille”).
P ₂₀	Mangetout tardif à cosse jaune	white flower-colour; yellow pod-colour; no pod-membrane.
P ₂₁	Pois Géant sans parchemin (= Groote grijze Reuzenpeul)	purple flower-colour; green pod-colour; thin pod-membrane.

The results of the following crosses will be dealt with:

No	Cross	Number of individuals		Characters studied
		F ₁	F ₂	
7	P ₂₀ × P ₂₁	2	151	flower-colour; pod-colour; pod-membrane.
25	P ₁₅ × P ₁₆	3	189	form of cotyledons; bloom; location of seeds in the ripe pod.
37	P ₁₅ × P ₁	3	167	form of cotyledons; bloom; length of internodes.

¹⁾ Mr. A. R. ZWAAN, a seed-grower at Voorburg-The Hague, has kindly drawn my attention to the fact, that some of the varietal names, used in "Pisum-Crosses I",

Details as to the composition of the F_2 -generations of these crosses, as well as such of the F_2 -generations obtained from the spontaneous hybrids, will be found in the appendix, p. 361. The frequency numbers, ascertained in these experiments, which have served as a basis for the calculations in the following chapters, will be found in these tables.

II. SINGLE CHARACTERS

§ 1. *Bloom*

On p. 14 of „Pisum-Crosses I” the hypothesis of a bifactorial basis for the bloom-character was advanced. It was supposed that the factor Bl , if present alone, caused but little bloom, while the addition of \overline{W} to \overline{Bl} caused the production of much bloom, the plant then becoming glaucous. Factor \overline{W} , if present alone, was supposed to be inactive. The F_2 -generations of the crosses 25 and 37 tend to confirm this hypothesis.

Cross 25. Johnson's British Empire (no bloom) \times Pois à brochettes (little bloom).

F_1 : much bloom (glaucous).

F_2 : 102 much bloom: 33 little bloom: 54 no bloom.
 theor. expect.

$[(9) : (3) : (4)]$	(106.4)	:(35.4)	:(47.2)
s	± 6.8	± 5.3	± 5.9
d	-4.4	-2.4	$+6.8$

From this F_2 -ratio the following 3 : 1 ratios can be derived:

a) (much + little bloom): no bloom =	135	:	54
theor. expect. $[(3) : (1)]$	(141.75)	:	(47.25)
s	± 5.9		
d	∓ 6.75		

b) If we leave the no-bloom group out of consideration we get for the ratio:

much bloom: little bloom =	102	:	33
theor. expect. $[(3) : (1)]$	(101.25)	:	(33.75)

have synonyms which are more generally known than the dutch names. "Haarsteegsche" is synonymous with "Express", "Groote grijze Reuzenpeul" with "Pois Géant sans parchemin", "Slierpeul" with "Ramshorn" or "Corne de Bélier", "Krombekdoperwt" with "White Scimitar" or "Serpette d'Auvergne".

Cross 37. Johnson's British Empire (no bloom) \times Châtenay (little bloom).

F_1 : much bloom (glaucous).

F_2 : 92 much bloom: 33 little bloom: 42 no bloom.
 theor. expect.

[(9) : (3) : (4)]	(94.0)	: (31.3)	: (41.7)
s	± 6.4	± 5.0	± 5.5
d	-2.0	$+1.7$	$+0.3$

From this F_2 -ratio we can derive the following 3 : 1-ratios:

a) (much + little bloom): no bloom =	125	:	42
theor. expect. [(3) : (1)]	(125.25)	:	(41.75)
b) Leaving again the no-bloom group aside, we find:			
much bloom: little bloom =	92	:	33
theor. expect. [(3) : (1)]	(93.75)	:	(31.25)
	s ± 4.8		
	d ∓ 1.75		

These results may be accounted for by assuming the no-bloom varieties to be $\underline{bl} \underline{bl} WW$, the little-bloom varieties $\underline{Bl} \underline{Bl} ww$. The monofactorial difference between (much + little) bloom and no bloom points to the action of \underline{Bl} , that between much bloom and little bloom (leaving no bloom out of consideration) to the action of W .

It must be remembered that in „Pisum-Crosses I”, p. 14, Pois à brochettes was said to be absolutely free of bloom. It was subsequently found however, that this variety develops a little bloom at a somewhat later stage in its development than the one in which it had been observed in former years. About ten days before the flowering begins, a thin coating of wax distinctly develops. Therefore DE VILMORIN's (8) ¹⁾ cross Emereva (little bloom) \times Pois à brochettes (little bloom), which gave much bloom in F_1 followed by a 9 : 7 F_2 -segregation, is not in agreement with the bifactorial hypothesis proposed above. DE VILMORIN's cross Emereva (little bloom) \times Johnson's British Empire (no bloom), on the other hand, is.

A closer observation of a number of emerald varieties has shown that

¹⁾ The figures between brackets after the names of the authors refer to "Literature cited", p. 360.

a division into two classes „no bloom” and „little bloom” is not sufficient since varieties with „very little bloom” and with „somewhat more than little bloom” may also be rather definitely distinguished. These types show that very probably more than two factors cause the differences discussed here. New crosses having been made in order to investigate this question we will postpone the discussion until the results of these will have been obtained. The bifactorial hypothesis, however, fits the crosses 25 and 37, as described above.

§ 2. *Texture of pod*

For the character „texture of pod” a bifactorial hypothesis was proposed, quite analogous to the one for „bloom”. Here we assumed a factor P , which by itself produces a thin membrane, and a factor V which causes together with P the production of a strong membrane („parchmented pea”), but which remains inactive if alone present. (Cf. „Pisum-Crosses I”, p. 28).

The following cross gives an example of no membrane \times thin membrane — $pp\ VV \times PP\ vv$ — which, according to the above hypothesis, should give strong membrane in F_1 , followed by a 9 : 3 : 4 segregation in F_2 .

Cross 7. Mangetout tardif à cosse jaune (no membrane) \times Pois Géant sans parchemin (thin membrane).

F_1 : strong membrane.

F_2 :	87 strong: 22 thin: 42 no membrane.		
theor. expect. [(9) : (3) : (4)]	(85.0)	:(28.3)	:(37.7)
s	± 6.0	± 4.8	± 5.3
d	$+2.0$	-6.3	$+4.3$

From this segregation we can derive the following 3 : 1 segregations:

a) (strong + thin membrane): no membrane =	
=	109 : 42
theor. expect. [(9) : (3) : (4)]	(113.25) : (37.75)
s	± 5.3
d	∓ 4.25

b) If we exclude the no-membrane group we have:
strong membrane : thin membrane =

	= 87	:	22
theor. expect. [(3) : (1)]	(81.75)	:	(27.25)
	s ± 4.5		
	d ± 5.25		

Consequently this analysis has given exactly the same results as those of the cross strong membrane \times no membrane ($PPVV \times ppvv$) — cf. „Pisum-Crosses I”, p. 27 —, results which we could expect on the strength of the theory.

The hybrid Mangetout tardif à cosse jaune (no membrane) \times Pois sans parchemin beurre (thin membrane), which also had a strong membrane in F_1 , gave but uncertain results in the F_2 -generation, as a great number of the plants were destroyed by leather jacquets (*Tipula*). We therefore will postpone the further consideration of this cross until new data will be at hand.

§ 3. Length of the internodes

A distinct difference in the manner of growth between the two parental types of cross 37 was observable. A closer inquiry showed this difference to be caused by a difference in the length of the internodes. The following data were collected.

Cross 37. Johnson's British Empire (short internodes) \times Châtenay (long internodes).

F_1 : long internodes.

F_2 : 127 long : 40 short.

theor. expect. [(3) : (1)] (125.25) : (41.75)

s ± 5.6 "

d ± 1.75

This monofactorial difference is apparently due to the action of the factor \underline{Le} which was first described by KEEBLE and PELLEW (3). Therefore Johnson's British Empire may be represented by $\underline{le} \underline{le}$, Châtenay by $\underline{Le} \underline{Le}$.

§ 4. Hilum-colour

The F_1 of the spontaneous cross I differed from the motherplant in having a black hilum, while that of the motherplant was colourless. In F_2 a segregation was observed in

	153 black hilum:	44 colourless hilum.
theor. expect. [(3) : (1)]	(147.75)	: (49.25)
s	± 6.0	
d	± 5.25	

The monofactorial segregation observed in this cross with regard to this character has been observed by many other investigators [Cf. WELLENSIEK (10, p. 382—384)]. The black colour of the hilum is due to the action of the factor P_l .

§ 5. *Marbling of the seed-coat*

A segregation with regard to the factor M_2 , responsible for marbling of the seed-coat was observed in the spontaneous cross I. LOCK (4) was the first who found that such marmoration is caused by a factor, which is active only, in case the groundfactor for flower-colour A_1 ¹⁾ — or a factor absolutely linked to A_1 — is also present. In the absence of A_1 a „ghost-marbling” may be produced on the colourless testa.

The F_1 of the cross in question had marbled seeds while those of the motherplant showed no pattern at all. Among the F_2 -plants with coloured flowers there were

	105 marbled	:	36 not marbled.
theor. expect. [(3) : (1)]	(105.75)	:	(35.25)

Among the F_2 -plants with white flowers — the seeds of which had a colourless testa, because the groundfactor for flower-colour and that for seed-coat-colour are absolutely coupled — there were

	26 ghost-marbled:	30 without any marbling.
theor. expect. [(3) : (1)]	(42)	: (14)
s	± 3.2	
d	∓ 16	

The deviation from a 3 : 1-ratio might be explained by assuming that the factor for marbling does not always manifest itself as a ghost-marbling on the colourless seed-coat. Apparently environmental circumstances also play a part [cf. KAPPERT (2, p. 21)].

¹⁾ Cf. the additional note, p. 359.

§ 6. *Location of seeds in the ripe pod*

In most *Pisum*-varieties the seeds lie free in the ripe pod. In the „Pois-chenille” or „Pois à brochettes”, however, the seeds adhere to one another in the ripe pod. The chenille-characteristic is highly modifiable, though apparently F_2 -plants from a cross of these two types can be sharply separated into „free” and „chenille”. From PH. DE VILMORIN’s results (9) we may conclude that a difference of but one factor exists between free and chenille and that free dominates over chenille. The results of the following cross confirm this conclusion.

Cross 25. Johnson’s British Empire (seeds free) \times Pois à brochettes (seeds „chenille”-like).

F_1 : seeds free.

F_2 :	143 free	:	46 chenille.
theor. expect. [(3) : (1)]	(141.75)	:	(47.25)
s	± 5.9		
d	± 1.25		

Consequently we can represent Johnson’s British Empire by SS, the Pois à brochettes by ss.

III. INTERRELATION OF FACTORS

In our account of the interrelation of the factors, which manifest themselves in each cross by segregation, we shall deal in the first place with the segregation of these single characteristics, which have not been considered in the preceding chapter. The relations we shall treat in the same way as in „*Pisum*-Crosses I”, p. 33—48.

§ 1. *Cross 7.* *Mangetout tardif à cosse jaune* \times *Pois Géant sans parchemin*; $a_1 a_1 g p g p p p V V \times A_1 A_1 G p G p P P v v$

Single factors.

(1) A_1 : coloured flowers (in the present cross: purple).

a_1 : white flowers.

F_2 :	110 coloured	:	41 white.
theor. expect. [(3) : (1)]	(113.25)	:	(37.75)
s	± 5.3		
d	∓ 3.25		

(2) Gp : green pods.

gp : yellow pods.

F_2 : 111 green : 40 yellow.

theor. expect. [(3) : (1)] (113.25) : (37.75)

s ± 5.3

d ∓ 2.25

(3) P : membrane in the pod, strong or thin.

p : no membrane in the pod.

V : strong membrane in the pod } in the presence of P .

v : thin membrane in the pod

For F_2 -ratios see p. 341.

Interrelations.

(1) A_1-Gp .

A_1Gp : A_1gp : a_1Gp : a_1gp
75 : 35 : 36 : 5

theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)] (85.0) : (28.3) : (28.3) : (9.4)

s ± 6.0 ± 4.8 ± 4.8 ± 2.9

d -10.0 $+6.7$ $+7.7$ -4.4

(2) A_1-P .

A_1P : A_1p : a_1P : a_1p
76 : 34 : 33 : 8

theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)] (85.0) : (28.3) : (28.3) : (9.4)

s ± 6.0 ± 4.8 ± 4.8 ± 2.9

d -9.0 $+5.7$ $+4.7$ -1.4

(3) A_1-V . If we exclude the no-membrane group we get:

A_1V : A_1v : a_1V : a_1v
59 : 17 : 28 : 5

theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)] (61.4) : (20.4) : (20.4) : (6.8)

s ± 5.1 ± 4.0 ± 4.0 ± 2.5

d -2.4 -3.4 $+7.6$ -1.8

(4) $Gp-P$.

GpP : Gpp : gpP : gpp
80 : 31 : 29 : 11

theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)] (85.0) : (28.3) : (28.3) : (9.4)

s ± 6.0 ± 4.8 ± 4.8 ± 2.9

d -5.0 $+2.7$ $+0.7$ $+1.6$

(5) $Gp-V$. If we exclude the no-membrane group we have:

	GpV	$Gp\ v$	$gp\ V$	$gp\ v$
	67	13	20	9
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(61.4)	(20.4)	(20.4)	(6.8)
s	± 5.1	± 4.0	± 4.0	± 2.5
d	$+5.6$	-7.4	-0.4	$+2.2$

(6) $P-V$. That P and V are transmitted independently from one another has already been shown on p. 341.

Conclusion.

From the foregoing data the independent inheritance of $A_1-Gp-P-V$ follows. Independent inheritance of the four factors in question has been found also in other crosses (cf. „Pisum-Crosses I”, p. 49).

§ 2. Cross 25. *Johnson's British Empire* \times *Pois à brochettes* ;

$$rr\ \underline{bl}\ \underline{bl}\ WW\ SS \times RR\ \underline{Bl}\ \underline{Bl}\ ww\ ss$$

Single factors.

(1) R : smooth cotyledons.

r : wrinkled cotyledons.

F_2 :	223 smooth :	62 wrinkled.
theor. expect. [(3) : (1)]	(213.75)	(71.25)
s	± 7.3	
d	± 9.25	

All these seeds were sown, but only from 154 smooth ones and from 35 wrinkled ones full-grown plants were obtained; consequently 30.9 % of the smooth seeds and 43.5 % of the wrinkled ones failed to germinate or gave rise to plants that died prematurely.

F_3 -seed-generation :

- The F_2 -plants, grown from 35 wrinkled seeds yielded wrinkled seeds only.
- The F_2 -plants, grown from 105 smooth seeds, yielded smooth seeds as well as wrinkled ones, those from 49 smooth seeds yielded smooth ones only.

Actual numbers:	105 segregating :	49 constant.
theor. expect. [(2) : (1)]	(102.7)	(51.3)
s	± 5.8	
d	± 2.3	

case for R and S as well as for \underline{Bl} and S , whereas W and S are linked. When we put the linked factors between square brackets the conclusion can be represented in this way: $R-\underline{Bl}-[W-S]$.

As the relation of the chenille-factor to the bloom-factors has been subject to much discussion, it may be of value to give a brief review of the literature on this matter.

In 1911 PH. DE VILMORIN (9) was the first to publish results of crosses, in which the Pois Chenille was involved. He did not, however, enter into a detailed interpretation of these results, concluding only to "une corrélation évidente entre la couleur du feuillage et la fréquence de l'adhérence des grains" (9, p. 371). There are some circumstances which may account for the difficulties DE VILMORIN met with in the interpretation of his results. In the first place he did not begin with the study of the segregation of the single factors; in the second place he did not study the relation of pairs of factors separately. Furthermore it must have been a drawback to him, that he as yet could not distinguish the two bloom-factors from one another.

In 1914 Mr. and Mrs. HAGEDOORN (1, p. 175) advanced the hypothesis that the two bloom-factors, when they happen to be present in the same plant, will cause the seeds to be more disconnected, but that neither has, if present alone, any appreciable effect. The authors did not, however, discuss the reasons, that led them to this supposition.

Three years later ORLAND WHITE (12, pp. 574, 582) gave an interpretation of DE VILMORIN's results, which, indeed, is far more attractive. He concluded to linkage between one of the bloom-factors and the chenille-factor. It could not be decided from the data, which of the two bloom-factors, \underline{Bl} or W , was linked to S . The reasons that led him to assume — when discussing the interrelation of Pisum-factors (13, p. 173, 177, 189) — that \underline{Bl} was linked to S , were not discussed by WHITE.

MEUNISSIER (5, p. 11) writes: "les plantes "chenillées" sont donc toujours émeraudes", and four years later, in 1922, he says (6, p. 295): "le caractère Pois chenille se montra toujours corrélatif du caractère émeraude". From this statement it would follow that glaucous plants never have chenille-seeds, and this led Miss PELLEW and Miss SVERDRUP (7, p. 128 footnote) to consider the linkage, supposed by WHITE, as unproved. WELLENSIEK (10, p. 441), when discussing the literature

on this subject drew attention to the fact that in DE VILMORIN's crosses the combination glaucous-chenille occurred six times, a fact that Miss PELLEW and Miss SVERDRUP overlooked. Besides, even if this combination should not occur, this might be accounted for by assuming that presence of bloom on the seeds mechanically prevents them from clinging together.

The results of my cross 25, as stated above, clearly show, that \underline{Bl} and S are transmitted independently from one another, but that W and S are linked. Furthermore stress must be laid on the occurrence of two Ws -plants, combining the characteristics glaucous and chenille.

WHITE assumed that the other factor for bloom \underline{Bl} is linked with S . We must therefore conclude, that WHITE, who had no facts at his disposal, allowing him to choose between W and \underline{Bl} , supposed the wrong factor to be linked to S , for very probably the monofactorial difference between glaucous and emerald in DE VILMORIN's cross, the results of which have been interpreted by WHITE, has been due to the factor W . This results from the fact, that we had to represent *Pois à brochettes* by $\underline{Bl} \underline{Bl} \underline{ww}$ and *Pois de Momie*, the other parental from in DE VILMORIN's cross, being glaucous, by $\underline{Bl} \underline{Bl} \underline{WW}$. The only remaining difference between WHITE's interpretation and my results, is the degree of linkage. WHITE surmised a 8 : 1 linkage, while my results may be accounted for by the assumption of a 40 : 1 linkage. As in many other cases, the degree of linkage seems to be variable.

§ 3. Cross 37. *Johnson's British Empire* \times *Châtenay*;

$$rr \underline{bl} \underline{bl} \underline{WW} \underline{le} \underline{le} \times RR \underline{Bl} \underline{Bl} \underline{ww} \underline{Le} \underline{Le}$$

Single factors.

(1) R : smooth cotyledons.

r : wrinkled cotyledons.

F_2 :	181 smooth :	49 wrinkled.
theor. expect. [(3) : (1)]	(172.5)	: (57.5)
	s	± 6.5
	d	± 8.5

All these seeds were sown, but only 148 smooth ones and 19 wrinkled ones developed into full-grown plants; consequently 18.2 % of the smooth seeds and 61.2 % of the wrinkled ones either failed to germi-

nate or gave rise to plants that died prematurely, an analogy to the facts described for cross 25 on page 346.

The F_3 -generation has not been studied, as the plants were cleared away after the degree of development of bloom and the length of the internodes had been noted.

(2) \underline{Bl} : bloom, little or much.

\underline{bl} : no bloom.

\underline{W} : much bloom
 \underline{w} : little bloom } in the presence of \underline{Bl} .

For the F_2 -ratio, see p. 340.

(3) \underline{Le} : long internodes.

\underline{le} : short internodes.

For the F_2 -ratio, see p. 342.

Interrelations.

In our study of the interrelations of R and the other factors involved in this cross, we shall follow the same method as in cross 25, p. 347.

(1) $R-\underline{Bl}$.

a) 148 F_2 -seeds with smooth cotyledons gave	113 \underline{Bl} :	35 \underline{bl}
theor. expect. [(3) : (1)]	(111) :	(37)
	s	± 5.2
	d	± 2.0
b) 19 F_2 -seeds with wrinkled cotyledons gave	12 \underline{Bl} :	7 \underline{bl}
theor. expect. [(3) : (1)]	(14.25) :	(4.75)
	s	± 1.8
	d	∓ 2.25

(2) $R-W$.

If we leave the no-bloom group out of consideration we find:

a) 113 F_2 -seeds with smooth cotyledons gave	83 \underline{W} :	30 \underline{w}
theor. expect. [(3) : (1)]	(84.75) :	(28.25)
	s	± 4.6
	d	∓ 1.75
b) 12 F_2 -seeds with wrinkled cotyledons gave	9 \underline{W} :	3 \underline{w}
theor. expect. [(3) : (1)]	(9) :	(3)
(3) $R-\underline{Le}$.		
a) 148 F_2 -seeds with smooth cotyledons gave	112 \underline{Le} :	36 \underline{le}
theor. expect. [(3) : (1)]	(111) :	(37)
	s	± 5.2
	d	± 1.0

- b) 19 F_2 -seeds with smooth cotyledons gave $15 \underline{Le} : 4 \underline{le}$
 theor. expect. [(3) : (1)] (14.25) : (4.75)

As no deviations of significance from the expected numbers have been found, we may conclude that the pairs of factors considered are transmitted independently from one another. Furthermore we have to consider:

(4) $\underline{Bl}-\underline{W}$. The independent transmission of these factors follows already from the data, stated on p. 340.

- (5) $\underline{Bl}-\underline{Le}$. $\underline{Bl} \underline{Le} : \underline{Bl} \underline{le} : \underline{bl} \underline{Le} : \underline{bl} \underline{le}$
 95 : 30 : 32 : 10
 theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)] (94.0) : (31.3) : (31.3) : (10.4)
 s $\pm 6.4 \pm 5.0 \pm 5.0 \pm 3.1$
 d $+1.0 -1.3 +0.7 -0.4$

(6) $\underline{W}-\underline{Le}$. If we exclude the no-bloom group we find:

- $\underline{W} \underline{Le} : \underline{W} \underline{le} : \underline{w} \underline{Le} : \underline{w} \underline{le}$
 66 : 26 : 29 : 4
 theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)] (70.4) : (23.4) : (23.4) : (7.8)
 s $\pm 5.5 \pm 3.3 \pm 3.3 \pm 2.7$
 d $-4.4 +2.6 +5.6 -3.8$

The agreement between the numbers actually found and the theoretical ones is sufficient. Yet the possibility of linkage is not excluded, for if we suppose a 1 : 1.5 linkage, we find for the theoretical expectation:

$$(67.5) : (26.25) : (26.25) : (5.0)$$

s	± 5.5	± 4.5	± 4.5	± 2.1
s	-1.5	-0.25	$+2.75$	-1.0

The agreement with these numbers is far better, but the material at hand is not sufficient to decide whether linkage between \underline{W} and \underline{Le} exists or not. It may be by a mere coincidence that the deviations in the first and fourth groups, as well as those in the second and third ones run parallel, and that this alone is the reason that the actual numbers agree better with the expectation, when we assume linkage.

Conclusions.

In the F_2 -generation of the present cross the factors \underline{R} , \underline{Bl} and \underline{W} are evidently transmitted independently from one another, thus confir-

ming the results of cross 25, p. 348. Independent transmission has also been found for *R* and *Le* [confirmation of WHITE's (13, p. 175, 188) and KAPPERT's (2, p. 7, 23, 28) results] as well as for *Bl* and *Le*. In the case of *W—Le*, however, though independent transmission is probable, the possibility of linkage is not entirely excluded.

IV. THE ANALYSIS OF SOME SPONTANEOUS CROSSES

In 1924 Professor A. M. SPRENGER showed me some pea-plants, which differed from their motherplants and from their sisters in one or more characteristics. He supposed that these plants had arisen by spontaneous cross-fertilisation. This could be tested by a study of their progeny, while, if it should turn out, that segregation did take place, one might possibly be able to trace the form or forms the pollen of which had caused the cross.

The seeds of the aberrant plants were collected and progenies of some of them were grown in 1925; two of these gave satisfactory results. These were called: spontaneous cross I and spontaneous cross II and will be considered here.

§ 1. *Spontaneous cross I*

Two abnormal plants, found in a line extracted from the cross Châtenay × Express (= Haarsteegsche) differed from their ancestry in having purple flowers ¹⁾, a black hilum and a marbled seed-coat, while in the original type these characteristics are respectively white, colourless and non-marbled. The following segregation was observed in the progeny of the deviating plants.

Single characters.

(1) <i>Flower colour.</i>	105 purple	: 36 pink	: 56 white.
theor. expect. [(9) : (3) : (4)]	(110.9)	: (36.9)	: (49.2)
s	±6.9	±5.4	±6.0
d	—5.9	—0.9	+6.8

¹⁾ As in all other hybrids a coloured leaf-axil and a coloured seed-coat were always correlated with coloured flowers.

We can derive from these data the following 3 : 1 segregations:

a) Coloured: white =	141	: 56
theor. expect. [(3) : (1)]	(147.75)	: (49.25)
	s	± 6.0
	d	∓ 6.75

b) Among the plants with coloured flowers we find:

purple: pink =	105	: 36
theor. expect. [(3) : (1)]	(105.75)	: (36.25)

From these data we may conclude that the aberrant plants — which we shall in future designate as F_1 — may be represented by $A_1a_1 Bb$. Since the egg-parent is white-flowered, the cross may have been either $a_1a_1 BB \times A_1A_1 bb$ or $a_1a_1 bb \times A_1A_1 BB$; in the first case the pollen-parent would have been pink-flowered, in the second case purple-flowered. The material at hand allows no choice between these two possibilities; the first one however is the more probable of the two, as all white-flowered varieties, studied so far, possessed the factor B cryptomerically.

(2) *Hilum-colour and marbling of the seed-coat.*

The monofactorial segregation of the present cross as to hilum-colour and marbling of the seed-coat has already been discussed on p. 342—343; the facts point to the presence of P_l and M_2 in the pollen-parent.

Conclusion. We may therefore conclude that our "spontaneous cross I" must have been either $a_1a_1 BB \underline{p_l} \underline{p_l} m_2m_2 \times A_1A_1 bb \underline{P_l} \underline{P_l} M_2M_2$ or $a_1a_1 bb \underline{p_l} \underline{p_l} m_2m_2 \times A_1A_1 BB \underline{P_l} \underline{P_l} M_2M_2$. Among the varieties that in 1923 — the year that the crossing is supposed to have occurred — were grown in the neighbourhood of the line that yielded the hybrids, there was none that answers to the formula $A_1A_1 BB \underline{P_l} \underline{P_l} M_2M_2$, but there was one variety, "*Pisum thebaicum*"¹⁾, with pink flowers, a black hilum and a marbled seed-coat, which may be represented by $A_1A_1 bb \underline{P_l} \underline{P_l} M_2M_2$, and therefore in all probability has acted as the pollen-parent.

¹⁾ This variety, grown in Professor SPRENGER's Experimental gardens, differs from the *Pisum thebaicum*, used by KAPPERT (2), in having a normal, non-fasciated stem.

Interrelations.

As in the present cross segregation for the factors A_1 , B , \underline{Pl} and M_2 occurred, the interrelations of these factors may be studied exactly in the same way as has been done in the case of artificial hybrids.

(1) A_1-B . The independent transmission of these two factors has been stated on p. 353.

(2) $A_1-\underline{Pl}$.	$A_1 \underline{Pl} : A_1 \underline{pl} : a_1 \underline{Pl} : a_1 \underline{pl}$
	107 : 34 : 46 : 10
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(110.9) : (36.9) : (36.9) : (12.3)
s	$\pm 6.9 \quad \pm 5.4 \quad \pm 5.4 \quad \pm 3.2$
d	$-3.9 \quad -2.9 \quad +9.1 \quad -2.3$

(3) A_1-M_2 .	$A_1 M_2 : A_1 m_2 : a_1^{M_2} : a_1^{m_2}$
	105 : 36 : 56
theor. expect. [(9) : (3) : (4)]	(110.9) : (36.9) : (49.2)
s	$\pm 6.9 \quad \pm 5.4 \quad \pm 6.0$
d	$-5.9 \quad -0.9 \quad +6.8$

It is of course a mere coincidence that the numbers actually found are precisely identical with those found in the segregation for flower-colour, p. 353. Since plants occur which combine purple flower-colour with either marmorated or non-marmorated seed-coat, as well as such which combine pink flower-colour with either of these kinds of seed-coat, there is no reason to suppose that B and M_2 are identical.

(4) $B-\underline{Pl}$. If we exclude the white-flowered plants we find:

	$B \underline{Pl} : B \underline{pl} : b \underline{Pl} : b \underline{pl}$
	78 : 27 : 29 : 7
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(79.4) : (26.4) : (26.4) : (8.8)
s	$\pm 5.8 \quad \pm 4.6 \quad \pm 4.6 \quad \pm 2.8$
d	$-1.4 \quad +0.6 \quad +2.6 \quad -1.8$

(5) $B-M_2$. If again we exclude the white-flowered plants we have:

	$B M_2 : B m_2 : b M_2 : b m_2$
	78 : 27 : 27 : 9
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(79.4) : (26.4) : (26.4) : (8.8)
s	$\pm 5.8 \quad \pm 4.6 \quad \pm 4.6 \quad \pm 2.8$
d	$-1.4 \quad +0.6 \quad +0.6 \quad +0.2$

(6) $\underline{Pl}-M_2$. If once more we exclude the white-flowered plants we find:

	$\underline{Pl}M_2$	$\underline{Pl}m_2$	$\underline{pl}M_2$	$\underline{pl}m_2$
	74	33	31	3
theor. expect. [(9) : (3) : (3) : (1)]	(79.4)	(26.4)	(26.4)	(8.8)
s	± 5.8	± 4.6	± 4.6	± 2.8
d	-5.4	+6.6	+4.6	-5.8

Conclusions.

From the foregoing data we can conclude that $A_1-B-\underline{Pl}-M_2$ are transmitted independently from one another. KAPPERT (2), when studying the same interrelations, came to analogous results.

§ 2. Spontaneous Cross II

One plant in a line, extracted from the cross Bliss Abundance \times Express (= Haarsteegsche) was distinguished from the normal type of that line by purple flowers and violet pods, whereas the line itself is characterized by white flowers and green pods. 75 seeds of the aberrant plant were sown and showed the following segregation.

Single characters.

(1) <i>Flower-colour</i> .	56 purple: 19 white.
theor. expect. [(3) : (1)]	(56.25) : (18.75)
(2) <i>Pod-colour</i> .	41 violet : 34 green.
theor. expect. [(9) : (7)]	(42.2) : (32.8)
s	± 4.2
d	∓ 1.2

If we exclude the white-flowered individuals, which were without exception green-podded, we find for the pod-colour

	41 violet : 15 green.
theor. expect. [(3) : (1)]	(42) : (14)
s	± 3.2
d	∓ 1.0

Conclusion. From the segregation of the flower-colour we may conclude that the hybrid must have been A_1a_1 ; furthermore B must have been present in both parents as the hybrid and many of the F_2 -plants had purple flowers while A_1A_1bb individuals (pink-flowered) did not occur in F_2 . The segregation as to pod-colour shows, that the

hybrid was P_1p_1 (because it as well as part of the F_2 -plants had violet pods), while Gp , necessary for the development of violet pod-colour must have been present in both parents as $gp\ gp$ -individuals did not occur in F_2 (Cf. „Pisum-Crosses I”, p. 21, 22).

Consequently the cross has been $a_1a_1\ BB\ Gp\ Gp\ p_1p_1 \times A_1A_1\ BB\ Gp\ Gp\ P_1P_1$. There are two varieties answering to the formula $A_1A_1\ BB\ Gp\ Gp\ P_1P_1$, namely “Pois à cosse violette” and “Amsterdamsche Blauwschok Capucijner”, so that either of them may have been the pollen-parent, but which of these two really acted as such, cannot be stated.

Relation of A_1-P_1 .	A_1P_1	:	A_1p_1	:	a_1P_1
	41	:	15	:	19
theor. expect. [(9) : (3) : (4)]	(42.2)	:	(14.0)	:	(18.8)
	s	± 4.2	± 3.3	± 3.7	
	d	-1.2	+1.0	+0.2	

These numbers point to independent transmission of the factors A_1 and P_1 as was also found in previous experiments (Cf. „Pisum-Crosses I”, p. 38, 40, 44, 45).

V. SUMMARY

1. In some artificial Pisum-crosses both the segregation of the separate factors and their interrelation has been studied. Moreover two spontaneous hybrids have been analysed. One of these evidently was arisen from the cross of a $a_1a_1\ BB\ pl\ pl\ m_2m_2$ plant with a $A_1A_1\ bb\ Pl\ Pl\ M_2M_2$ one, the other from that of $a_1a_1\ BB\ Gp\ Gp\ p_1p_1$ plant with a $A_1A_1\ BB\ Gp\ Gp\ P_1P_1$ one.
2. The bifactorial hypotheses for the characters bloom and for texture of the pod, advanced in „Pisum-crosses I”, have been confirmed by the following crosses:
 - (1) no bloom ($bl\ bl\ WW$) \times little bloom ($Bl\ Bl\ ww$) which gave much bloom (“glaucous”) in F_1 , followed by a 9 : 3 : 4 F_2 -segregation.
 - (2) no membrane ($pp\ VV$) \times thin membrane ($PP\ vv$) which gave a strong membrane (“parchmented pea”) in F_1 , followed by a 9 : 3 : 4 F_2 -segregation.
3. The following four factors had not been considered previously by the author:

- (1) \underline{Le} : long internodes vs. \underline{le} : short internodes. (Confirmation of the results of KEEBLE and PELLEW).
 - (2) \underline{Pl} : Black hilum vs. \underline{pl} : colourless hilum. (Confirmation of the results of LOCK a.o.).
 - (3) M_2 : causes marbling of the seed-coat in the presence of A_1 ; in the absence of A_1 the factor M_2 may cause the appearance of a "ghost-marbling", the development of which seems to be influenced by external circumstances. (Confirmation of the results of LOCK).
 - (4) S : seeds free in the ripe pod vs. s : seeds clinging together "caterpillar"-like in the ripe pod. (Confirmation of the results of PH. DE VILMORIN).
4. As to the interrelation of the factors involved in the crosses, the following results have been obtained:
- (1) Independent transmission of the factors A_1 — Gp — P — V in cross 7 is evident. (Confirmation of earlier results).
 - (2) In cross 25 W and S are rather strongly linked, the crossing-over percentage being about 2.4 %. There is independent transmission of $[W-S]$, R and \underline{Bl} . The literature on this problem, which has been subject to much discussion, has been briefly discussed.
 - (3) R — \underline{Bl} — W in cross 37 are transmitted independently from one another (confirmation of the results of cross 25), as well as R — \underline{Le} (confirmation of WHITE's and KAPPERT's results) and \underline{Bl} — \underline{Le} . As to the relation of W and \underline{Le} it has been shown that though the assumption of linkage is not necessary to explain the observed segregation, a better agreement between actual and theoretical numbers is obtained, if we assume the existence of linkage between these two factors.
 - (4) In spontaneous cross I independent transmission of the factors A_1 — B — \underline{Pl} — M_2 has been found. (Confirmation of KAPPERT's results).
 - (5) In spontaneous cross II the factors A_1 and P_1 are transmitted independently from one another. (Confirmation of earlier results).

The author is indebted to Mr. A. MEUNISSIER of Verrières-le-Buisson for the supply with most of the varieties used in these crosses, to Pro-

fessor A. M. SPRENGER of Wageningen, for handing over to him the spontaneous hybrids investigated and to Professor J. A. HONING for some valuable suggestions.

Wageningen, Sept. 23d, 1923.

Additional notes.

In a recent paper (*Hereditas* 7, 1925, 102—108, see p. 104—105), which came under my notice after this paper had gone to the press, HANS and OLOF TEDIN suggest that their flower-colour factor, symbolized by me as A_1 , is identical with the factor A used by WHITE (12). This is, however, only partially true, for both factors are groundfactor for flower-colour, but A_1 gives in itself light-purple while A by itself gives pink. I therefore feel justified in keeping the symbol A_1 .

In „Genetics”, vol. 10, 1925, p. 197—210, ORLAND E. WHITE describes in details a number of crosses between *Pisum* races with straight or slightly curved pods on the one side, and a race with strongly curved pods on the other side. The first-named races had broader fruits than the latter. A monofactorial difference between the two characteristics was found, with imperfect dominance of the straight or slightly curved broad type. WHITE designates the factor in question as S_* .

This factor is the same as the one described by the present author (10, p. 417; 11, pp. 22—24) and symbolized by Cp . As, however, WHITE's publication is dated accurately one month previously to that of the present author, the symbol S_* has the right of priority.

LITERATURE CITED

- (1) HAGEDOORN, AREND L. and Mrs. A. C.: Studies on Variation and selection. (Zsch. f. ind. Abst. u. Vererb. L. 11, 1914, 145—183).
 - (2) KAPPERT, HANS: Über die Zahl der unabhängigen Merkmalsgruppen bei der Erbse. (Zschr. f. ind. Abst. u. Vererb. L. 36, 1924, 1—32).
 - (3) KEEBLE, F. and PELLEW, CAROLINE: The Mode of Inheritance of Stature and of Time of Flowering in Peas (*Pisum sativum*). (J. Gen. 1, 1910, 47—57).
 - (4) LOCK, R. H.: Studies in Plant Breeding in the Tropics I. (Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya 2, 1904, 299—356).
 - (5) MEUNISSIER, A.: Expériences génétiques faites à Verrières. (Extrait du Bull. Soc. nat. d'Acclimatation de France 1918, 32 p.).
 - (6) MEUNISSIER, A.: Observations sur l'Hérédité du caractère "Pois à trois Cosses" et du caractère "Pois Chenille". (Genetica 4, 1922, 279—320).
 - (7) PELLEW, CAROLINE and SVERDRUP, ASLAUG: New Observations on the Genetics of Peas (*Pisum sativum*). (J. Gen. 13, 1923, 125—131).
 - (8) VILMORIN, PH. DE: Recherches sur l'Hérédité mendélienne. (C. R. Acad. Sc. Paris 1910-II, 548—551).
 - (9) VILMORIN, PH. DE: Etude sur le Caractère "Adhérence des Grains entre eux" chez le Pois Chenille. (IV Conf. int. Génétique, Paris 1911, 368—372).
 - (10) WELLENSIEK, S. J.: Genetic Monograph on *Pisum*. (Bibliographia Genetica 2, 1925, 343—476).
 - (11) WELLENSIEK, S. J.: *Pisum*-Crosses I. (Genetica 7, 1925, 1—64).
 - (12) WHITE, ORLAND E.: Studies of Inheritance in *Pisum*—II: The present State of Knowledge of Hederity and Variation in Peas. (Proc. Amer. Phil. Soc 56, 1917, 487—588).
 - (13) WHITE, ORLAND E.: Inheritance Studies in *Pisum*—IV: Interrelation of the genetic Factors of *Pisum*. (J. agr. Res. 11, 1917, 167—190).
-

APPENDIX

THE TOTAL F₂-RESULTS OF THE CROSSES

Cross 7. Mangetout tardif à cosse jaune × Pois Géant sans Parchemin

Characteristics studied.

	Manget. tard. c. jaune	F ₁	P. Géant s. parch.
flower-colour	white	purple	purple
pod-colour	yellow	green	green
pod-membrane	absent	strong	thin

Composition of F₂-generation of Cross 7.

Characteristics			F ₂ -groups ¹⁾		total
flower-colour	pod-colour	pod-membrane	7—1	7—2	
purple	green	strong	21	20	41
		thin	7	2	9
		absent	11	14	25
	yellow	strong	8	10	18
		thin	4	4	8
		absent	6	3	9
white	green	strong	9	17	26
		thin	2	2	4
		absent	4	2	6
	yellow	strong	1	1	2
		thin	1	0	1
		absent	0	2	2
		total	74	77	151

¹⁾ Each group refers to the progeny of 1 F₁-plant.

Cross 25. Johnson's British Empire × *Pois à brochettes*

Characteristics studied.

	J.'s Br. Emp.	F ₁	P. à broch.
cotyledons	wrinkled	smooth	smooth
bloom	absent	much	little
location of seeds in the ripe pod	} free	free	chenille

Composition of F₂-generation of Cross 25.

Characteristics			F ₂ -groups			total
cotyledons	bloom	location of seeds	25-1	25-2	25-3	
smooth	much	{ free	30	16	36	82
		{ chenille	0	1	1	2
	little	{ free	0	0	1	1
		{ chenille	7	6	14	27
	absent	{ free	5	8	17	30
		{ chenille	1	5	6	12
		total	43	36	75	154
wrinkled	much	{ free	1	6	11	18
		{ chenille	0	0	0	0
	little	{ free	0	0	0	0
		{ chenille	2	1	2	5
	absent	{ free	3	3	6	12
		{ chenille	0	0	0	0
		total	6	10	19	35

Cross 37. *Johnson's British Empire* × *Châtenay*

Characteristics studied.

	J.'s Br. Emp.	F ₁	Châtenay
cotyledons	wrinkled	smooth	smooth
bloom	absent	much	little
internode-length	short	long	long

Composition of F₂-generation of Cross 37.

Characteristics			F ₂ -groups			total
cotyledons	bloom	internode-length	37—1	37—2	37—3	
smooth	{ much	{ long	28	11	20	59
		{ short	14	6	4	24
	{ little	{ long	13	5	8	26
		{ short	2	2	0	4
	{ absent	{ long	10	7	10	27
		{ short	5	2	1	8
	total		72	33	43	148
wrinkled	{ much	{ long	5	1	1	7
		{ short	1	1	0	2
	{ little	{ long	1	1	1	3
		{ short	0	0	0	0
	{ absent	{ long	2	3	0	5
		{ short	2	0	0	2
	total		11	6	2	19

Spontaneous Cross I

Characteristics studied.

	mother (unnamed)	F ₁	father (probably <i>Pisum thebaicum</i>)
flower-colour	white	purple	purple
hilum	colourless	black	marbled
seed-coat	unmarbled	marbled	marbled

Composition of F₂-generation of Spont. Cross I

Characteristics			F ₂ -groups		total
flower-colour	hilum	seed-coat	I—1	I—2	
purple	{ black	{ marbled	26	28	54
		{ unmarbled	14	10	24
	{ colourless	{ marbled	16	8	24
		{ unmarbled	2	1	3
pink	{ black	{ marbled	12	8	20
		{ unmarbled	4	5	9
	{ colourless	{ marbled	3	4	7
		{ unmarbled	0	0	0
white	{ black	{ ghost-marbled	8	11	19
		{ unmarbled	5	22	27
	{ colourless	{ ghost-marbled	6	1	7
		{ unmarbled	2	1	3
total			98	99	197

Spontaneous Cross II

The total F₂-composition of this cross has already been given on p. 357.

EVOLUTION IM LICHTE DER BASTARDIERUNG BETRACHTET

von

J. P. LOTSY

Vorlesungen, im Jahre 1925 gehalten an den University Colleges ¹⁾ der Neu-Seeländischen Universität in Christchurch, Wellington, Dunedin und Auckland. Mit einer Einleitung und einer Liste Neu-Seeländischer Bastarde von. Dr. L. Cockayne).

EINLEITUNG

VON L. COCKAYNE

... Es war im April 1921, dass ich, auf einem Spaziergang im schönen Walde von Elfin Bay, Lake Wakatipu, das Glück hatte zufälligerweise an Brandstellen eine sehr verschiedene Gesellschaft älterer und jüngerer Sämlinge von Süd-Buchen (*Nothofagus*) anzutreffen von welchen die Mehrzahl mit keiner bekannten Art übereinstimmte. Das sah sehr nach Bastardierung aus, und spätere Beobachtungen — bei welchen ich sehr vom State Forest Service unterstützt wurde — zeigten, dass *Nothofagus*-Bastarde immer — und oft in grösserer Menge — im ganzen *Nothofagus*-Gebiet, wo gewisse Arten zusammentreffen, vorkommen. Dieser Fall veranlasste mich, im Lichte jahrenlanger Erfahrung, die Frage des Vorkommens wilder Bastarde in der N. S. Flora zu betrachten, und in 1923 publicirte ich eine vorläufige Mitteilung über den Stand der Untersuchung in *The New Phytologist* in der Form einer Liste von 130 mutmasslichen Bastarden und einer Einteilung dersel-

¹⁾ Aus dem Englischen, von Canterbury College, Christchurch N. Z. ausgegebenen Texte von H. N. KOOIMAN übersetzt, mit Ausnahme des vom Rector Prof. Dr. CHILTON geschriebenen Vorwortes und einiger Stellen der Einleitung, welche nur auf die an Dr. Lotsy ergangene Einladung zur Abhaltung dieser Vorlesungen Bezug haben.

ben auf Grund der den Eltern zustehenden Kreuzungsgelegenheit.

....Neu-Seeland ist zu einem Studium von Evolutionsfragen besonders gut geeignet, ja bietet dazu eine fast einzige Gelegenheit, weil:

1. die Flora und Fauna während eines sehr langen Zeitabschnittes, durch die weite Entfernung Neu-Seelands von andern Ländern, von der Pflanzen- und Tierwelt andrer Regionen isoliert gewesen sind;

2. ein grosser Teil der Vegetation noch gänzlich oder fast gänzlich ursprünglich ist;

3. das Areal, wenn auch verhältnismässig klein, dennoch viele Klimate, viele Formen des Geländes, viele Höhenzonen, welche von der Küste bis zu den ewigen Firnfeldern reichen, und eine Verschiedenheit von Pflanzengesellschaften, wie man sie sonst nur auf einem grossen Kontinente findet, umfasst. Daraus geht hervor, dass:

4. das ganze Areal nicht zu gross ist um von einem Untersucher beherrscht zu werden und dass folglich die zu lösenden Probleme, wie schwierig diese an sich auch bleiben, dennoch hier in deren einfachste Form vorliegen.

5. dass die Pflanzenwelt aus gut begrenzten Elementen besteht, deren eines rein neu-seeländisch ist (unter den Samenpflanzen sind 80% endemisch) während die anderen Arten und Geschlechter umfassen, die identisch oder nahe verwandt sind mit solchen andrer Regionen, speziell mit australischen, malaischen (inkl. polynesischen) und subantarktisch südamerikanischen (feuerländischen) Formen.

Schliesslich hat auch der rezente Einfluss des Menschen, durch die direkten oder indirekten Umgestaltungen der Erdkruste neuen Pflanzengesellschaften das Dasein gegeben, einigen aus indigenen, anderen aus exotischen Arten zusammengesetzt, und in dieser Weise sind Bastardierungsmöglichkeiten geschaffen für früher weit von einander entfernt wachsenden Arten.

Wenden wir uns nun zur Frage der wilden Bastarde. Unter den Gefässpflanzen sind jetzt 206 Hybriden zwischen LINNÉ'schen Arten bekannt, aber zweifellos werden deren noch viel mehr entdeckt werden, während ueberdies innerhalb der Grenzen der LINNÉ'schen Spezies selber zweifellos zahlreiche Bastarde vorkommen, die aber bis jetzt nur noch sehr wenig studiert worden sind. Die 206 Artbastarde gehören 41 Familien und 85 Geschlechtern an. Bastarde spielen tatsächlich eine wichtige Rolle in der Vegetation Neu-Seelands und ich möchte hier nachdrücklich betonen, dass man in vielen Fällen nicht nur ein verein-

zeltes Bastard-Individuum antrifft, sondern dass die Bastarde massenhaft auftreten.

Trotzdem nun unsere Kenntnis der neu-seeländischen Bastarde noch sehr unvollständig ist — was auch kaum anders möglich wäre — so ist sie doch bedeutend grösser als nur wenige Jahre her, als damals fast sämtliche 206. nun als Bastarde erkannte Formen entweder als gute „Arten“ oder als „Zwischenformen“ betrachtet wurden. Sogar war man der Meinung, dass einige dieser Bastarde, die doch keineswegs uniform sind, wie z. B. *Myrtus Ralphii*, absolut nicht variieren. In der Tat ist für jeden, der Bastardierung als die Ursache der vermuteten „Variabilität“ der Arten annimmt, die grosse Diversität — um mit LORSY zu reden — innerhalb vieler LINNÉ'schen Arten so auffallend, dass es in einigen Fällen zur Zeit unmöglich ist die wirklichen Arten, d. h. die rein-züchtenden Einheiten, ausfindig zu machen. So gibt es in meinem Garten zwei Sammlungen von *Hebe*¹⁾, welche über 120 Formen umfassen, und eine jede dieser Formen ist ein Steckling von eben so vielen verschiedenen Pflanzen, ausgewählt aus einer gemischten Population, welche im wilden Zustande an einer nur ein Paar Acres grossen Stelle angetroffen wurde, und deren Eltern — denn es handelt sich zweifellos um Bastardspaltungsproducte — ich grösstenteils nicht einmal erraten kann. Viele von diesen haben so gut ausgeprägte Charactere dass jeder Systematiker, der die Art ihres Vorkommens nicht kannte, sie zweifellos als „gute“ Arten publiciren würde.

Tatsächlich liegt die Sache mit nicht wenigen der anerkannten *Hebe*-arten genau so. Mit einigen anderen Geschlechtern, liegt der Fall nicht wesentlich anders. Wer wäre, z. B., im Stande *Leptospermum scoparium* in ihre reinzüchtenden Elemente zu zerlegen, oder was wissen wir tatsächlich von der Klassifikation von *Acaena*, oder auch nur, wie viele der sogenannten *Celmisia*-Arten wirklich Arten sind? Kurz, die ganze Flora bedarf einer eingehenden Untersuchung im Lichte der Bastardierung. Hier liegt für viele Jahre ein reiches Arbeitsfeld für die Studenten unserer Universität vor — eine Arbeit, die nicht verfehlen kann nicht nur die Zusammensetzung der Flora, sondern auch den Gang der Evolution zu beleuchten, denn die Untersuchung der Bastarde ist mit der Ephar-mosis, mit der „fluktuierenden Variabilität“, ja mit jeder Art von

¹⁾ *Hebe* ist eine Untergattung von *Veronica*, welche die strauchige bis baumartige Linneonten dieser Gattung umfasst und da sie leicht begrenzt ist, von COCKAYNE mit recht zu einer besondern Gattung erhoben wurde.

Polymorphie, aufs engste verknüpft. Zu den vielen Problemen welche geübten, begeisterten Untersuchern harren, gehört nicht in letzter Linie die Erforschung jener eigentümlichen Arten, etwa hundert an der Zahl, die lange persistierende Jugendformen aufweisen, über deren Ursprung bis jetzt nur noch rein hypothetische Erklärungen vorliegen.

Als erstes Mittel zur Untersuchung des Vorkommens von Bastarden in der Natur, welches dann später durch tatsächliche Kreuzungsexperimente ergänzt werden kann, empfiehlt es sich die Samen von hybridverdächtigen Exemplaren auszusäen. So erhielt W. A. THOMSON, von Dunedin, aus einem einzelnen Köpfchen von einer mutmasslichen wilden *Celmisia Traversii* \times *verbascifolia*, Sämlinge von grosser Verschiedenheit und in meinem Garten findet sich eine gemischte Sammlung — es gibt darin nicht zwei gleiche Exemplare — aufgegangen aus den Samen eines mutmasslichen natürlichen Bastards zwischen *Acaena inermis* und *A. Sanguisorbae*, während ich bereits vor sechsundzwanzig Jahren zeigen konnte, dass verschiedene Formen von *Hebe Traversii*, eine jede dem „Typus“ so ähnlich wie nur möglich, keineswegs eine einheitliche Nachkommenschaft erzeugten.

Man muss unter den Nachkommen eines Bastards natürlich Diversität erwarten, aber daneben erfordert LOTSY's Theorie auch dass diese almählich reduziert wird und so eine gewisse Konstanz entsteht und diese ist in der Natur weit schwieriger nachweisbar. Im Falle einer gewissen anscheinend konstanten Form von *Nothofagus*, die man oft antrifft, bildet hybride Herkunft die wahrscheinlichste Erklärung. Interessanter und kaum zweideutig ist der Fall von *Plagianthus cymosus*, den LOTSY und ich vor kurzem im niederen Pelorus-Thal, Marlborough, studiert haben. Diese sogenannte Art findet man nur wo ein Fluss mit Ebbe und Flut durch eine fruchtbare alluviale Ebene läuft, an dessen Ufer demzufolge *Plagianthus betulinus* (lowland-ribbonwood), ein ziemlich kleiner Baum mit dichter Laubkrone, *P. divaricatus*, einen gertigen, reichlich verästelten Strauch, der an einem mehr oder weniger salzigen Boden gebunden ist, begegnet. Der grössere Teil der von diesen beiden gebildeten Bastarde sind kleine Bäume mit dünnen gertenartigen Aesten, und mit Blättern und Inflorescenzen, die zwischen denen der Eltern die Mitte halten. Sie sind ungefähr ebenso einheitlich wie eine gewöhnliche LINNÉ'sche Spezies. Jedoch gibt es hie und da Uebergangsformen zwischen diesen und den Eltern, sodass das ganze den Eindruck einer „variablen Species“ macht. . . .

ERSTE VORLESUNG

Verschiedene Versuche zur Erklärung der Evolution

Die Vorstellung, dass die Erde und die sie bevölkernden Lebewesen sich allmählich entwickelt haben ist schon alt, sodass Spuren von Evolutions-hypothesen sich bis in weit zurückliegenden Zeiten nachweisen lassen.

Die neuzeitlichen Evolutionsvorstellungen konnten sich aber nicht entwickeln bevor der Speciesbegriff concipirt worden war.

Dieser Begriff wurde sehr klar gefasst von LINNAEUS: *Species tot numeramus, quot creavit Infinitum Ens* — es gibt ebenso viele Arten als solche von der Gottheit geschaffen worden sind — m. a. W., Gott hat verschieden beschaffene Individuen geschaffen und jedes derselben oder jedesmal ein Paar derselben, erhielt die Fähigkeit seine Eigentümlichkeiten unverändert auf seine Nachkommen zu übertragen. Auf Grund dieser Konzeption sollte es leicht sein in der anscheinend chaotischen Verwirrung der Lebewesen, welche die Welt bevölkern, die Species aufzufinden; man hätte nur die Unterschiede zwischen den verschiedenen Individuen zu studieren und alle diejenigen, welche die gleichen Charaktere aufweisen, zu einer Species zu vereinigen.

Es war dieses Prinzip, das LINNAEUS in allen seinen Untersuchungen geführt hat. Leider aber gibt es einen grossen Unterschied zwischen der Konzeption eines Prinzips und seiner Durchführung. LINNAEUS erkannte dieses bald selber. Es *gibt* keine identische Individuen in der Natur, sondern nur ähnliche, und diese Tatsache genügt schon um jeden Species-Begriff ungewiss zu machen. LINNAEUS aber, der ein ausgezeichneter Beobachter war, meinte diese Schwierigkeit überwinden zu können. Er sah, dass die Lebewesen von den Umständen modifiziert werden, dass diese Modifikationen aber nicht vererbt zu werden brauchen. Zum Beispiel: Weizenkörner, gesammelt an kleinen Pflanzen, die unter ungünstigen Bedingungen aufwuchsen, erzeugen, wenn sie in einen guten Boden ausgesät werden, eine gute Ernte — d. h. die Pflanzen, die aus ihnen hervorgehen, sind viel besser entwickelt als ihre Eltern. Folglich könnte die Tatsache, dass wir in der Natur keine identische, sondern nur ähnliche Individuen finden, in der Weise erklärt werden, dass die Umstände, unter denen verschiedene Individuen aufwachsen nie vollständig gleich sind. So weit solche kleine Unterschiede nicht vererbt werden, greifen sie natürlich die Konzeption der Konstanz der Art nicht an.

Solche nicht vererbare Unterschiede, die man heutzutage als Modifikationen bezeichnet, wurden von LINNAEUS „*varietates levissimae*“ genannt, unwesentliche Unterschiede, und er verbot seinen Studenten dieselben zu studieren: *varietates levissimas non curat botanicus*.

Dieser Standpunkte war vollkommen berechtigt, so lange es das einzige Ziel des Systematikers war die unveränderlichen geschaffenen Arten aufzufinden. Bald aber wurde es klar, dass die Sache keineswegs so einfach war: dass es, im Gegenteil, auch vererbare Unterschiede gab innerhalb jener Gruppen von Individuen, die LINNAEUS als gute Arten betrachtete. Er gibt davon selber ein Beispiel. Er gibt an, dass innerhalb seiner species *Brassica oleracea*, eine Anzahl von Rassen bestehen, wie Rotkohl, Grünkohl, Rosenkohl, u. s. w., welche samenbeständig sind.

Dass es einen grundsätzlichen Unterschied gab zwischen nicht-vererbbarer und vererbbarer Diversität innerhalb seiner Species, wurde also von LINNAEUS klar erkannt, wie auch aus der Tatsache hervorgeht, dass er das Studium der ersteren seinen Studenten untersagte, während er ihnen das Studium der letzteren empfahl. Unglücklicherweise deutete er die vererbaren Unterschiede innerhalb seiner Species mit einem Namen an, der weit zu viel demjenigen ähnelte, den er zur Bezeichnung der nichtvererbaren Unterschiede anwandte: er nannte sie kurzweg *varietates* und empfahl seinen Studenten: *varietates attente inspiciantur*.

Varietates levissimae — nicht vererbare Unterschiede — wären folglich zu vernachlässigen; *varietates* — vererbare Unterschiede — sollten sorgfältig studiert werden. Es kann nicht Wunder nehmen, dass so ähnliche Ausdrücke für so grundsätzlich verschiedene Sachen, Verwirrung verursachten, sogar in LINNAEUS' eignem Geiste, wie daraus hervorgeht, dass er später schrieb: *Varietas est planta mutata a causa accidentali, ventis, calore, etc.*, wo er selbstredend geschrieben haben sollte: *varietas levissima*. Tatsächlich war der Unterschied zwischen einer *varietas levissima* und einer *varietas*, zwischen einem nicht-vererbaren und einem vererbaren Unterschiede, bald vergessen und es wurde gebräuchlich alle *ähnlichen* Individuen zu einer Species zu vereinigen, ohne sich über die Frage der Vererbbarkeit zu kümmern: ein bestimmter Typus wurde auserwählt als mustergiltig für die betreffende Species, und Abweichungen von diesem Typus wurden entweder vernachlässigt oder einfach als Varietäten der bezüglichen Species be-

schrieben, während man, unterbewusst, solche Varietäten als nicht-erbliche also als nur vorübergehende Abweichungen der Species betrachtete, als individuelle Unterschiede, wie NÄGELI vorzog sie zu nennen.

In dieser Weise wurde die Begrenzung der Species eine persönliche Geschmackssache: der eine Autor meinte, dass irgend ein bestimmtes Individuum nur eine Varietät einer bereits beschriebenen Species sei, während ein anderer dasselbe Individuum als genügend von dieser Species abweichend betrachtete um es als den Typus einer neuen Species zu beschreiben. So geschah es, dass man an den sogenannten systematischen Blick zu glauben anfang, welcher dem glücklichen Besitzer desselben in den Stand setzen sollte, auf den ersten Anblick zwischen einer Species und einer Varietät zu unterscheiden. Nur Auserkorenen sollte diese Fähigkeit zukommen, gewöhnlichen Menschen sollte sie abgehen; leider glaubten diese aber selber die Auserwählten zu sein, was einen dauernden Streit über die Frage welche Species gute Species seien, veranlasste, einen Streit, der, wie ich fürchte, auch jetzt noch nicht gänzlich aufgehört hat.

Die Frage, ob es konstante Spezies gibt oder nicht, lässt sich natürlich nur in einer Weise lösen, nämlich dadurch, dass man die Erblichkeit oder Nicht-erblichkeit derjenigen Merkmale, die als spezifisch angesehen werden, zum Gegenstand eines Experimentes macht. Bereits LINNAEUS hat damit, im Falle der Kohl-Rassen, einen bescheidenen Anfang gemacht.

Dass man diesen Versuch nicht allgemein durchführte hat einen guten Grund. Nur wenige der unzähligen Lebewesen, welche die Erde bevölkern, sind dem Experimente zugänglich — Mäuse sind dazu recht geeignet, Löwen und Tiger schon in weit geringerem Masse, und Wäله darf man wohl ganz ungeeignet nennen.

Pflanzen dagegen sind für gewöhnlich ausgezeichnetes Material, so dass es Wunder nimmt, dass nicht ein Botaniker, sondern ein Händler in Seidenwaren aus Lyon, ALEXIS JORDAN, die Frage nach der Konstanz der Arten zum ersten Male einem Experiment unterwarf. Um die Mitte des 19ten Jahrhunderts — also lange Zeit nach LINNAEUS, fast 50 Jahre sogar nach LAMARCK's Angriff auf die Konstanz der Species — formuliert ALEXIS JORDAN, als erster, die Frage in der richtigen Weise: „Ich sehe“ sagte er „innerhalb der LINNÉ'schen Species wahrnehmbare Unterschiede; sind diese nun vererbbar oder nicht?“ Und er tat das einzig Richtige, um diese Frage zu lösen: er säte die Sa-

men geselbsteter Individuen aus und studierte die aus diesen aufgehende Nachkommenschaft. So konnte er feststellen, dass es in der Tat vererbare Unterschiede innerhalb der Species LINNÉ's gibt, und da nach LINNAEUS selber, die Vererbbarkeit der Merkmale das Kriterium der Species ist, so schloss JORDAN ganz logisch, dass es innerhalb der LINNÉ'schen Arten verschiedene Typen gibt, die, so weit sie ihre Merkmale unverändert auf ihre Nachkommen übertragen, als Species betrachtet werden sollten, sodass in Bezug auf diesen, die LINNÉ'sche Art ein Genus darstellt.

Diese wirklichen Arten bezeichnete er als *petites espèces* oder *mikro-species* und nach dreizigjähriger Durchführung des Versuches konnte er zeigen, dass innerhalb einer einzigen Species LINNÉ's, innerhalb dessen *Draba verna*, nicht weniger als 200 solcher Mikrospecies existierten. Es hatte somit den Anschein, als bestätigte das Experiment die LINNÉ'sche Hypothese der Existenz konstanter Species, wiewohl das Auffinden derselben sich als weit schwieriger herausstellte, als LINNAEUS es sich gedacht hatte. So war denn JORDAN völlig überzeugt die wirklichen geschaffenen Arten entdeckt zu haben.

Nur ein Ergebnis, und zwar ein sehr wichtiges, wurde von JORDAN nicht genügend gewürdigt. Seine Experimente hatten ihn gelehrt, dass während gewisse Individuen ihren ganzen Merkmalskomplex auf ihre Nachkommen übertrugen, andere dagegen ihre Merkmale über denselben derart verteilten, dass jeder Nachkomme nur einen grösseren oder kleineren Teil davon erhielt, oder, wie wir es jetzt ausdrücken, dass solche Individuen aufspalteten. Er hatte auch schon erkannt, dass diese spaltenden Individuen Bastarde waren. Diese Entdeckung allein machte — wiewohl JORDAN dieses nicht erkannte — eigentlich schon der Species-Konzeption ein Ende, weil es das Kriterium par excellence der Species war, dass jedes zu dieser gehörende Individuum nie andere Vorfahren gehabt hatte als seinesgleichen, während JORDAN durch seine Versuche gezeigt hatte, dass Individuen existieren, deren Nachkommen von ihnen abweichen, Individuen also, welche Kinder erzeugen können mit anderen Merkmalen als sie selber aufweisen.

Dass JORDAN, der doch zweifelsohne ein ausgezeichnete Beobachter und vorzüglicher kritischer Geist war, diese wichtige Tatsache vernachlässigte, dass er nicht die Bedeutung der Existenz solcher fertiler Bastarde für die Species-Frage erkannte, ist seinem festen Glauben in der absoluten Wahrheit eines jeden Wortes der Heiligen Schrift

zuzuschreiben. Dieses geht klar hervor aus der Tatsache, dass er, nachdem er seine Befriedigung über das Auffinden der von ihm als die geschaffenen Arten angesehenen Microspecies geäußert hat, fortfährt: „Wiewohl die religiöse Ueberlieferung nicht zur Wissenschaft gehört, so soll sie doch dem Forscher bei seinen Untersuchungen als Kompass dienen; und über den fraglichen Punkt spricht die revilirte Wahrheit eine Sprache, die nicht missverstanden werden kann, denn wir lesen in Genesis: Und Gott sprach: Es lasse die Erde Pflanzen sprossen, die grünen und Samen tragen, und Fruchtbäume, die Frucht tragen nach ihrer Art, die ihren Samen in sich haben, auf der Erde!“

Trotzdem bestreitet er energisch DECAISNE, der durch seine Aussaate von Samen kultivierter Birnen, die eine heterogene Nachkommenschaft ergaben, bewiesen zu haben glaubte, dass Pflanzen variieren können und schliesst sehr richtig aus dessen Ergebnissen, dass die Birnen, deren Samen DECAISNE säte, Bastarde waren.

Dass aber die Existenz von Individuen, welche eine abweichende Nachkommenschaft erzeugen, den Schluss, den er aus seinen Experimenten zog, dass nämlich seine Mikrospecies vom Uranfang an ihnen gleiche Vorfahren gehabt hätten, nichtig machte, dass die Existenz fruchtbarer Bastarde die Species-Konzeption an ihrer Wurzel angriff, konnte er nicht einsehen, gerade wegen seines unzerrüttlichen Glaubens an der absoluten Wahrheit eines jeden Wortes von Genesis. Wir dürfen ihn aber deswegen nicht verurteilen, wenn wir bedenken, wie noch am Ende des vorigen Jahrhunderts schottische Bauern einen Maulesel töteten, weil Bastarde mit den Absichten des Schöpfers streitig seien, oder gar, befremdender noch, dass der berühmte Botaniker CARL VON NÄGELI im Jahre 1838 die zahlreichen Bastarde im Genus *Cirsium* als widernatürliche Produkte bezeichnete, während sogar noch in unsern Tagen bisweilen in wissenschaftlichen Kreisen ein gewisser Vorurteil gegen Bastarde besteht, was um so bedauerlicher ist, als ein jeder unser — wie die Diversität unserer Kinder ja so klar zeigt — selber hybrider Natur ist.

LINNAEUS war hinsichtlich des den Bastarden zuzuschreibenden Wertes JORDAN voraus, da er in seinen späteren Tagen nicht länger dogmatisch am Prinzip der Konstanz der Species festhielt. Das ergibt sich aus der Tatsache, dass er seinen ursprünglichen Satz: Species tot numeramus quot *ab initio* creavit Infinitum Ens, umänderte in: *in principio* creavit Infinitum Ens, in dieser Weise die Möglichkeit

einer Evolution erkennend und zwar einer solchen mittels Bastardierung. Unglücklicherweise phantasierte LINNAEUS sehr eigentümliche, sogar unmögliche hybride Verbindungen, wie z. B. die bekannte zwischen einer *Saponaria* und einer *Gentiana*, und dieses hat zweifellos beigetragen zu dem geringen Werte, welche man Bastarden beilegte und verhinderte die Erkenntnis des Bastardierungsvorganges als Evolutionsprinzip. Jedoch hat LINNÉ einen richtigen Bastard: *Tragopogon pratensis* \times *porrifolius* beschrieben welchen ich denn auch wieder habe herstellen können.

Die erste Periode der Untersuchung der lebenden Organismen, die Periode des ausschliesslichen Studiums der Unterschiede schien also durch JORDAN's Experimente ihren Abschluss zu finden in einer Bestätigung der ursprünglichen Auffassung LINNÉ's, dass es zahlreiche geschaffene, konstante und daher unveränderliche Species gibt, und diese Auffassung wurde zum Dogma der Wissenschaft.

Der Entwicklungsgang der Wissenschaft folgt nun leider nicht immer einen geraden Pfad: es gibt viele Seitenwege, die zum Teil rückwärts führen.

Schon vor JORDAN hatten zwei Forscher, deren Namen jetzt Gemeingut sind, das gleiche Problem untersucht. Einer derselben, LAMARCK, war sowohl Systematiker als auch Philosoph und hatte bereits im Jahre 1809 das Dogma der Konstanz der Art angegriffen. Seine Arbeit war JORDAN bekannt, der sich nicht nur damit genügte ihre hypothetische Grundlagen auf zu decken, sondern sie auch lächerlich zu machen suchte.

Der andere, MENDEL, wie JORDAN ein frommer Sohn der Kirche, drang tiefer in die Bastardierungsfrage ein als letzterer und schloss aus seinen Experimenten, dass die Ansicht LAMARCK's nicht richtig sein konnte, so dass, falls seine Arbeit JORDAN nicht unbekannt geblieben wäre, dieser wahrscheinlich derselben sympathisch gegenüber gestanden und einen besseren Einblick in die Bedeutung der Bastardierung erhalten haben würde, als es tatsächlich der Fall war.

Als LAMARCK im Jahre 1809 seine *Philosophie Zoologique*, das Buch, das den ersten Angriff auf das Dogma der Konstanz der Art enthält, veröffentlichte, war er bereits im vorgerückten Alter. Er war ein Systematiker grossen Rufes, dessen Arbeiten sowohl die Pflanzen- wie die Tierwelt umfassten und der sich einen grossen Ruhm erworben hatte durch die sorgfältige Bearbeitung der damals sehr unvollkom-

men bekannten Gruppe der wirbellosen Tiere. Sein System war in vielen Hinsichten dem LINNÉ'schen weit überlegen. Niemand war mehr berechtigt als er um die Species-Frage zu beurteilen.

Er fängt an mit darauf hinzuweisen, dass sogar falls Spezies mit einander verwandt wären, wir mit diesen Verwandtschaftsverhältnissen unbekannt bleiben müssen, wenn wir fortfahren nur ihre Unterschiede zu studieren; die einzig mögliche Weise solche eventuellen Verwandtschaftsverhältnisse aufzudecken, sei die Punkte zu studieren, die Species gemein haben.

Dieses Studium zeigte ihm bald, dass Species nicht scharf begrenzt sind, dass es, im Gegenteil, intermediäre Formen zwischen den Species gibt, welche er nun als Uebergangsformen deutet. So lange uns nur ein beschränktes Material von einem begrenzten Gebiete zur Verfügung steht, bilden wir uns ein, dass zwei Arten scharf von einander unterschieden und gut definiert sind; je mehr Individuen wir aber an verschiedenen Orten sammeln, um so klarer erkennen wir, dass unsere Unterverteilung der Natur in Species, Genera, Familien, Ordnungen und Klassen eine künstliche ist, dass wir es selber sind, die diese Gruppen schöpfen und dass es in Wirklichkeit nur Individuen und nichts als Individuen in der Natur gibt.

Nach LAMARCK's Ansicht bestehen Species überhaupt nicht; was es gibt ist nur eine einzige Art oder einige wenige Arten geschaffener lebendiger Substanz, die sich uns in verschiedenen Perioden unter verschiedener Gestalt zeigt — zuerst als Reptil, darauf als Vogel, später noch als Säugetier und schliesslich als Mensch, wiewohl er, um die religiösen Gefühle seiner Zeitgenossen zu schonen, hinsichtlich des Menschen hinzufügt, dass man dieses sich wenigstens vorstellen könnte, wenn es nicht streitig wäre mit der Lehre der Kirche.

Eine solche Anschauung, sagt er selber, mag auf den ersten Anblick unhaltbar erscheinen, weil wir gewöhnt sind z. B. Vögel und Säugetiere als sehr scharf definierte und grundsätzlich verschiedene Gruppen von Organismen aufzufassen. Wenn wir uns aber erinnern, fährt er fort, dass es zwei Tiersorten gibt, die Eier legen und trotzdem ihre Junge säugen, nml. *Echidna* und *Monotrema*, und dass die letztere sogar einen Vogelschnabel hat, so erkennen wir, dass es sogar zwischen zwei, dem Anscheine nach so deutlich verschiedenen Gruppen wie Vögel und Säugetiere, Uebergangsformen gibt.

Was wir als Species ansehen, sind also nach LAMARCK keineswegs

gesonderte Einheiten im Sinne LINNE's oder JORDAN's, sondern lediglich vorübergehende Ausdrucksformen der einen, allen Lebewesen gemeinsamen, lebendigen Substanz.

Dass LAMARCK, ungeachtet dieser Auffassung, oft von Species und deren Variabilität redet, ist wohl mehr als eine Konzession an den eingewurzelten Gebrauch wie als seine Ueberzeugung zu betrachten.

Vielmehr ist er so fest von der Einheitlichkeit alles Lebenden überzeugt, dass er aufs bestimmteste die Meinung verwirft, dass Species aussterben können, ausgenommen nur jene Formen, die vom Menschen gejagt und also künstlich ausgerottet werden. Das Aussterben wird nach seiner Auffassung nur vorgetäuscht; die Lebensform, die allem Anscheine nach verschwunden ist, ist in Wirklichkeit nur transformiert zu einer der nächsten Periode der Erdgeschichte — LAMARCK glaubte fest in der griechischen Lehre $\pi\alpha\nu\tau\alpha \beta\epsilon\iota$ alles fliesst aber nichts geht verloren, die Lebenssubstanz so wenig wie irgend sonst etwas. Es ist daher, streng genommen, nicht richtig LAMARCK als den Urheber der Lehre der Vererbung erworbener Eigenschaften zu bezeichnen, wenigstens nicht wenn wir dem Begriffe Erblichkeit ein grosses Mass von Beständigkeit zuschreiben; nach LAMARCK's Auffassung ist eben nichts beständig.

Wie denn stellt sich LAMARCK, der unverkennbar die Existenz gesondeter spezifischer Einheiten leugnet, vor, dass die Evolution — denn er gibt, als erster in neuerer Zeit, eine Hypothese der Evolution — stattgefunden hat?

Er zeigte, und das war zur Zeit als er schrieb ein grosser Fortschritt, dass alle lebendige Substanz reizbar ist und er vermutete — denn es war lediglich eine Vermutung, wie wir gleich sehen werden — dass die Reize der Umwelt im Stande wären die lebendige Substanz derart zu beeinflussen, dass diese darauf reagierte durch die Ausbildung von Organen und sonstigen Eigenschaften, welche die Existenz des Organismus in der nächsten Zukunft fördern würden. Es sind deshalb die äusseren Umstände, durch die Reaktion, die sie bei der lebendigen Substanz auslösen, die Faktoren welche jene bestimmte Form und Organisation des Organismus verursachen, die dieser zu einer bestimmten Zeit braucht.

Um ein Beispiel zu nennen: Die Giraffe erhielt ihren langen Hals durch fortwährende Anstrengungen um die Blätter der Sträucher in den dünnen Gegenden, in denen sie lebt, zu erreichen; die Ente erhielt-

ihre Schwimmfüsse durch die fortwährenden Versuche ihrer Vorfahren sich im Wasser fortzubewegen, Landtiere ihre Lungen durch ihr Bestreben das Land zu besiedeln; in einem Worte, man kann sich seine Eltern nicht zu sorgfältig auswählen. Wenn auch solche Auffassungen den meisten unserer phantastisch erscheinen, so lassen sich doch, wie LAMARCK denn auch tat, einige Tatsachen zu ihrer Stütze beibringen.

Es war natürlich bekannt, und LAMARCK weist darauf hin, dass die Form vieler Pflanzen unter verschiedenen Umständen sehr verschieden ist; es ist nicht leicht in der Wasserform, in der Landform und in der noch viel eigentümlicheren Dünenform des *Polygonum amphibium* lediglich verschiedene Erscheinungsformen desselben Organismus, ja sogar desselben Individuums zu sehen, wie MASSART es doch zeigen konnte. Es ist aber eben dieses *Polygonum amphibium*, das uns aufs deutlichste zeigt, dass LAMARCK irrte, als er solche Modificationen als vererbbar ansah; denn man kann ein Individuum der Landform lediglich durch Untertauchung in Wasser zwingen den Habitus der Wasserform anzunehmen; versetzt man dann die so erhaltene Wasserform in die Dünen, so sieht man, dass dasselbe Individuum den typischen Habitus der Dünenform annimmt, und nicht nur den Habitus, sondern auch dies dieser Form eigentümliche Organisation.

Nicht immer aber lässt sich die Umänderung so leicht zu Stande bringen. Viele Alpenpflanzen behalten, wenn man sie in die Ebene versetzt, den Habitus, den sie an ihrem hohen Standorte entwickelten während längerer Zeit bei, aber — und dieses ist ein *experimentum crucis* — wir haben nur ihre Samen auszusähen um zu erfahren, dass ihre Nachkommen keines der Merkmale aufweisen, die ihre Eltern während ihres langen Aufenthaltes in den Alpen erworben hatten.

Ebensowenig ist der von LAMARCK aufgeworfene Gedanke, dass Lungenathmer aus Kiemenathmer hervorgehen könnten, so phantastisch, wie dies auf den ersten Blick erscheinen mag.

Wie LAMARCK betont, wissen wir alle, dass der Frosch, der auf dem Lande lebt und mittels Lungen athmet, durch ein Kaulquappenstadium geht, während dessen er im Wasser lebt und mittels Kiemen athmet. LAMARCK aber übersah den entscheidenden Umstand, dass die Kaulquappe in das Frosch-Stadium hinübergeht, ohne die Reizwirkung des Landlebens je empfunden zu haben.

Tatsächlich haben wir, meiner Meinung nach, keinen einzigen unanfechtbaren Beweisgrund für die Vererbung von Reizwirkungen der

Umwelt, für die Bildung permanenter Engramme, wie SEMON es in neuerer Zeit so trefflich ausgedrückt hat. .

Immerhin sind eine gehörige Anzahl sehr begabter Naturforscher, öffentlich oder im tiefsten Herzen, Anhänger der Lehre LAMARCK's.

Diese Haltung, die ich ausführlicher in einer meiner nächsten Vorlesungen besprechen werde, ist wie es mir vorkommt, hauptsächlich einer unrichtigen Einsicht in das Wesen der Erbllichkeit und einer uebertriebenen Wertschätzung des Einflusses der Zeit für die Erwerbung der Vererbbarkeit zuzuschreiben. Ich werde das durch zwei Beispiele, die tatsächlich als Beweise gegen meine Auffassung dargeboten worden sind oder wenigstens als Tatsachen, die nur schwierig damit im Einklang zu bringen wären, beleuchten.

Das erste hatte Beziehung auf eine Frau, die durch einen pathologischen Fussbau eine Schwielenbildung an einer ungewöhnlichen Stelle erhalten hatte. Ein von ihr geborenes Kind hatte eine Schwielenbildung an einer übereinstimmenden Stelle und dieses wurde als einen Fall der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft angesehen. Das ist aber eine irrthümliche Auffassung: nicht die Schwielenbildung wird vererbt, sondern die Fähigkeit zur Schwielenbildung und da diese Fähigkeit fast unserer ganzen Haut zukommt, so ist es lediglich ein Zufall, dass Mutter und Kind an übereinstimmender Stelle die fragliche Schwielenbildung aufwiesen. Ausserdem ist der ganze Fall sehr verdacht und ist die Möglichkeit einer falschen Identifizierung nicht ausgeschlossen — es mag z.B. die Hautabweichung gar keine Schwielenbildung gewesen sein, was gar nicht unwahrscheinlich ist, da es, sogar falls eine derartige Abweichung durch Engrammbildung vererbbar wäre, sehr unwahrscheinlich ist, dass schon gleich ein Kind sie zeigen würde, wenn wir bedenken, wie viele verschiedene Kombinationen möglich sind unter den Kindern eines Ehepaares, von welchen bloss eine Person die Abweichung aufweist.

Um die Irrthümlichkeit der Auffassung, dass ein Merkmal vererbt wird statt die Fähigkeit das Merkmal zu entwickeln, zu beleuchten, mag der folgende ersonnene Fall nützlich sein. Nehmen wir an, dass die zur Taschendieberei unentbehrliche Fingerfertigkeit vererbbar wäre, so könnten wir sagen, dass ein Kind, geboren aus Eltern mit dieser Fingerfertigkeit, wahrscheinlich fähiger sein würde um Taschen zu dieben als ein Kind von weniger begabten Eltern. Niemand aber würde auf den Gedanken kommen anzunehmen dass ein derartiges Kind schon mit einer gestohlenen Börse in der Hand geboren werden würde,

was jedoch das Analogon wäre eines Kindes, das mit einer Schwiele zur Welt kam noch bevor ein Reiz die Fähigkeit zur Ausbildung derselben in Wirkung hätte setzen können.

Der andere Punkt, die übertriebene Bedeutung, welche man einer sehr langen Zeitdauer für die Erzeugung einer Erbllichkeit erworbener Eigenschaften zuschreibt, mag ebenfalls durch ein Paar Beispiele illustriert werden. Meiner Meinung nach bildet gerade die Länge der Zeitdauer welche LAMARCK für die Erwerbung der nützlichen Eigenschaften als notwendig annimmt, einen Einwand gegen seine Auffassung.

Ein Ertrinkender empfindet natürlich aufs schmerzlichste das Bedürfnis der Schwimmkunst, aber er ertrinkt eben weil ihm diese Kunst abgeht. Und sogar wenn man annehmen wollte, dass das Bedürfnis eine entsprechende Engrammbildung in seinem Keimplasma zu bilden Anfängt, so wäre er doch nicht im Stande diese angefangene Engrammbildung zur weiteren Ausbildung auf seine Nachkommen zu übertragen, da der bald eintretende Tod ihm die Möglichkeit benimmt je Nachkommen zu erzeugen. Ich bin mir sehr wohl bewusst, dass dieses Beispiel übertrieben ist, aber ich glaube doch, dass es das Prinzip illustriert: es ist gerade die lange Zeitdauer, die, nach LAMARCK, zur Erwerbung der nützlichen Eigenschaft erforderlich ist, welche einen so ernsten Einwand gegen seine Hypothese bildet.

Es wird oft vergessen, dass nach LAMARCK's Auffassung nur solche Merkmale durch die Einflüsse der Umwelt ausgebildet werden, als für den Organismus nützlich sind. Dieses würde uns die Annahme erlauben, dass der Mensch — angenommen, dass Adam und Eva der weissen Rasse angehörten — in Afrika durch den Einfluss der tropischen Sonne und als Schutz gegen denselben eine schwarze Haut erworben hätte. Als ich vor kurzem, bei einer Besprechung dieser Frage, meinen ersten Zweifel äusserte an die Möglichkeit, dass weisse Menschen im Stande wären unter irgend welchen Umständen eine schwarze Haut zu erwerben, wurde mir geantwortet, dass, was nicht in einer kurzen Periode möglich ist, vielleicht zu Stande kommen könnte in einem Zeitabschnitte der einige Millionen Jahre umfasst.

Diese Auffassung scheint mir irrtümlich zu sein: die schwarze Hautfarbe ist entweder notwendig für Menschen, die in Afrika leben, oder sie ist es nicht; ist sie notwendig, so ist eine Erwerbung derselben nach einigen Millionen von Jahren eine Unmöglichkeit, weil die Individuen welche diese Farbe erwerben sollten, gestorben sein würden lange

bevor sie eine so entfernte Nachkommenschaft hätten erzeugen können; ist die schwarze Farbe aber nicht notwendig, so werden sie dieselbe, nach LAMARCK's Lehre, nie erwerben.

Noch ein anderer Umstand spricht gegen LAMARCK's Auffassung, nämlich die Koexistenz sehr einfach organisierter und sehr hoch organisierter Lebewesen. Falls ein amöbenähnliches Urplasma allmählich durch die Reizwirkungen der Umwelt umgeändert werden könnte, so dass, nachdem es durch verschiedene Stadien, wie sie in den Reptilien, Amphibien, Vögeln und zahlreichen Säugetierformen realisiert sind, hindurchgegangen wäre, der Mensch entstand, warum, fragen wir uns, sind denn nicht alle amöbenähnlichen Urplasmata in dieser Weise transformiert? Wie kommt es, dass ein Teil derselben sich der Wirkung dieser Reize so vollständig entziehen könnte, dass sie bis zum heutigen Tage Amöben geblieben sind?

LAMARCK selber empfand diese Schwierigkeit so sehr dass er, um sie aus dem Weg zu räumen, sich nicht scheute anzunehmen, dass bis auf den heutigen Tag, die *generatio spontanea* fortwährend neues Urplasma zu schöpfen vermöchte, eine Annahme, die natürlich durch nichts begründet ist.

Es verdient weiter Beachtung, dass auch LAMARCK zur Erklärung bestimmter Erscheinungen gezwungen war Bastardierung anzunehmen.

Wenn er über den Ursprung unserer verschiedenen Hunderassen redet, sagt er, dass diese zweifellos von einer ganz einheitlichen wilden Rasse, welche dem Wolfe nahe verwandt war, wenn nicht vom Wolfe selber, abstammen und fährt dann fort: ¹⁾ „Cette race qui n'offrait alors aucune différence entre ces individus, a été peu à peu dispersée avec l'homme dans différents pays, dans différents climats, et après un temps quelconque, ces mêmes individus ayant subi les influences des lieux d'habitation et des habitudes diverses qu'on leur a fait contracter dans chaque pays, en ont éprouvé des changements remarquables et ont formé différentes races particulières. Or, l'homme qui, pour le commerce ou pour d'autre genre d'intérêt, se déplace même à de très grandes distances, ayant transporté dans un lieu très habité, comme une grande capitale, différentes races de chiens formées dans des pays fort éloignées, alors le croisement de ces races, par la génération, a donné lieu successivement à toutes celles, que nous connaissons maintenant.”

¹⁾ LAMARCK, Philosophie Zoologique, Edition Schleicher Frères Paris, p. 194.

Ist es, falls wir Kreuzung als die Ursache des Ursprungs unserer jetzigen Hunderassen anzunehmen haben, nicht logischer und auch gewiss mehr in Uebereinstimmung mit den Tatsachen, anzunehmen, dass unsere Hunde nicht von einer einzigen wilden *Canis*-species, sondern aus der Kreuzung mehrerer solcher, ihren Ursprung genommen haben?

Es ist LAMARCK nicht gelungen mit seiner Lehre durch zu dringen, und das rührt wohl daher, dass seine Hypothese zwar eine geistreiche Speculation war aber von keiner einzigen Tatsache gestützt wurde.

Jeder Organismus ist zweifellos das Produkt seiner Konstitution und der Umweltseinflüsse, aber — glücklicherweise für uns — nur die Konstitution wird vererbt; das zeigt wohl am klarsten der Fall des *Polygonum amphibium*, wo das Individuum unmittelbar und in einer leichtfassbaren Weise, durch die Umweltswirkung umgeändert wird. Leider sind die Verhältnisse nicht immer so klar und das macht es so schwierig festzustellen, welche Eigenschaften vererbt werden, weil sie konstitutionell sind, welche nicht, weil sie lediglich von der Umwelt hervorgerufene Modifikationen sind.

Während LAMARCK durch seine absolute Verneinung der Existenz von Species, die er nur als vorübergehende Modifikationen einer gemeinsamen lebendigen Substanz betrachtete, gradezu als Antipode LINNÉ's bezeichnet werden kann, nahm DARWIN, der 50 Jahre nach LAMARCK einen neuen Angriff auf das Dogma der Konstanz der Art eröffnete, eine weniger extreme Stellung ein. Es ist fast unverständlich, dass DARWIN, der sein Buch „The Origin of Species“ nannte, nicht definiert hat, was er unter einer Species verstand, sondern nur sagt, dass jeder Naturforscher mehr oder weniger bestimmt weiss, was er dar unter zu verstehen habe. Zweifellos hat der schweizerische Botaniker MORITZI den Standpunkt, den die Naturforscher einnahmen, und öfters noch einnehmen, weit genauer angegeben, als er sagte¹⁾, dass er einen Professor der Philosophie kannte der „avait admis l'espèce, comme nous tous, a priori, sans savoir en quoi elle consiste“. Ungeachtet seiner ausgesprochenen Abneigung den Species-Begriff eine bestimmte Fassung zu geben, bedient sich dennoch DARWIN fortwährend dieses Ausdrucks, gibt an, dass Species variabel seien — variabel im Sinne erblicher Va-

¹⁾ Réflexions sur l'Espèce. Soleure. chez Vogelsang-Graff. 1842, p. 23.

riabilität — und dass man gut tut anzunehmen, dass in der Regel alle Abweichungen vom Typus vererbbar sind, und Nicht-erblichkeit eine Ausnahme ist. Er nimmt an, dass Varietäten Vorstufen in der Ausbildung neuer Arten sind. „Varieties“, sagt er, „are incipient species“. Weil er annimmt, dass im allgemeinen jede Abweichung erblich ist, so schwankt er fortwährend zwischen der Meinung, dass die grösseren Abweichungen — die sogenannten Sprungvariationen — und der, dass die kleineren Abweichungen — die jetzt sogenannten Modifikationen — das Material bilden, dessen sich die Evolution bedient.

Es scheint, dass DARWIN nicht einsah, dass eine variable Species — variabel im Sinne vererbbarer Variabilität — eine *contradictio in terminis* ist, weil es gerade die Annahme ausnahmsloser Unveränderlichkeit ist, welche zu der Auffassung geführt hat, dass es Species gibt. Es ist selbstverständlich nicht erlaubt verschiedene Begriffe mit dem gleichen Namen zu belegen.

Was DARWIN tatsächlich zu sagen beabsichtigte, ist, dass Individuen in einem vererbbaren Sinne variabel sind; indem er aber diese Bezeichnung auf solche Gruppen von Individuen anwandte, die er als Species betrachtete, wurde er dazu verführt die Diversität innerhalb dieser Gruppen, innerhalb seiner angeblichen Species also, für Variabilität der Species anzusehen.

Ich glaube nicht, dass auch nur ein einziges der zahlreichen Beispiele von Variabilität, die DARWIN anführt, die Nachprüfung mit den modernen Methoden bestehen kann, und für einen Naturforscher unserer Tage annehmbar ist.

Es kann daher auch nicht Wunder nehmen, dass man während Jahrzehnten die Frage diskutiert hat, was DARWIN nun eigentlich unter Variabilität verstanden habe und welcher Form derselben er die grösste Bedeutung für die Evolution zugeschrieben habe. Es gibt aber einen Brief von DARWIN¹⁾, der es völlig klar macht, dass er im einzigen Falle, in dem er eine experimentelle Untersuchung der Variabilität plante, Bastardspaltung für Variabilität hielt.

In einem Brief, im Februar 1876 aus Down an Dr. GILBERT, den bekannten Agrikulturchemiker, gerichtet, schreibt er:

„It is admitted by all naturalists, that no problem is so perplexing as what causes almost every cultivated plant to vary, and no experi-

¹⁾ Life and letters. Vol. 3, p. 342, 343.

ments as yet tried have thrown any light on the subject. Now for the last ten years I have been experimenting in crossing and self-fertilizing plants; and one indirect result has surprised me much; namely that by taking pains to cultivate plants in pots under glass during several successive generations, under nearly similar conditions, and *by self-fertilizing them in each generation*, the colour of the flower often changes, and what is very remarkable, they become in some of the most variable species, such as *Mimulus*, carnation etc., quite constant, like those of a wild species."

Es ist jetzt natürlich völlig klar, dass die Pflanzen, mit denen DARWIN seine Untersuchungen anfang, Bastarde waren und dass er irrtümlich die Spaltung dieser Bastarde — welche vor ihm JORDAN und MENDEL, deren diesbezüglichen Arbeiten ihm leider nicht bekannt waren, bereits wahrgenommen hatten — für einen Hinweis auf ihre Variabilität ansah. Das dies in der Tat so war, geht klar aus den weiteren Zeilen seines Briefes an Dr. GILBERT hervor nml.: „This fact and several others have led me to the suspicion, that the cause of variation must be in different substances absorbed from the soil by these plants when their powers of absorbtion are not interfered with by other plants with which they grow mingled in a state of nature. Therefore my son and I wish to grow plants in pots in soil entirely, or as nearly entirely as is possible, destitute of all matter, which plants absorb, and then to give during several successive generations to several plants of the same species as different solutions as may be compatible with their life and health. And now, can you advise me how to make soil approximately free of all the substances which plants naturally absorb?"

Leider ist dieses Experiment nicht durchgeführt worden¹⁾ und es ist gewiss bedauerlich, dass DARWIN, der 1876 der Entdeckung der Ursache der sogenannten Variabilität so nahe kam, MENDELs Versuche, die 13 Jahre vorher veröffentlicht worden waren, nicht gekannt hat. Hätte er MENDELs Ergebnisse gekannt, so würde das Resultat seiner eigenen wiederholten Selbstbefruchtungsexperimente ihm auf einmal klar gewesen sein und das hätte vielleicht seine Ansichten über die Ursachen der Evolution prinzipiell geändert. Vielleicht aber auch nicht;

¹⁾ Der vor kurzem gestorbene Sohn CHARLES' FRANCIS (später SIR FRANCIS) DARWIN l.c.p. 342, sagt darüber: „The experiments alluded to, were to some extent planned out, and some preliminary work was begun in the direction indicated, but the research was ultimately abandoned."

denn es war DARWIN bekannt, dass der russische Zoologe PALLAS bereits angenommen hatte, dass Kreuzung die Ursache der „Variabilität“ unserer Haustiere, und folglich der Rassenbildung derselben wäre, wenn gleich auch er diese seine Ansicht nicht gelten lassen wollte für die Species-Bildung in der Natur, weil er Bastarde als widernatürliche Produkte betrachtete.

DARWIN bestreitet PALLAS' Auffassungen aber, weil er fest überzeugt war, dass viele Haustiere — als Beispiel erwähnt er u.a. die verschiedenen Hühnerrassen — von einer einzigen wilden Species abstammen. Sogar falls dies so wäre, würde das keineswegs die Wirkung der Kreuzung ausschliessen, da LINNÉ'sche Arten nicht Gruppen identischer, sondern verschiedener Individuen darstellen, so dass Kreuzung innerhalb der Grenzen einer solchen Species immerhin noch einen beträchtlichen Erfolg haben könnte. Ausserdem liess sich feststellen, dass DARWIN'S Annahme, dass unsere Hühnerrassen von einer einzigen wilden Art abstammen, nicht der Wirklichkeit entspricht. Versuche, welche von Herrn HOUWINK angefangen und von mir weitergeführt wurden haben gezeigt, dass wenigstens drei Wildarten sich an der Bildung unserer Hühnerrassen beteiligt haben: nml. *Gallus bankhiva*, der über ganz Süd-Ost-Asien verbreitet ist, *G. sonnerati*, der Britisch Indien, und *G. varius*, der den Malaischen Archipel bewohnt. Von der zweitgenannten Species erhielten unsere Hühner den Silber-Faktor, der in manchen sogenannten Silber-Rassen vorkommt, vom dritten den dominanten Schwarz-Faktor, der eine Anzahl anderer Rassen kennzeichnet.

Wir haben bereits gesehen, dass DARWIN die Kreuzung nicht als Ursache der Erscheinung, die er als Variabilität betrachtete, anerkannte. Ich möchte jetzt noch hinzufügen, dass er sich, sogar noch kurz vor seinem Tode, keine bestimmte Ansicht über die Ursache derselben zu bilden vermochte, ausser dass diese zeitlich weit zurücklag und indirekt in ihrer Wirkung war.

Es ist jedoch für die Bewertung von DARWIN'S Theorie nur von sekundärer Bedeutung, dass er die Ursache der Diversität, die er beobachtete nicht gefunden hat.

Selbstverständlich kann keiner etwas anderes als eben nur Diversität beobachten; nur das Experiment kann mit Bestimmtheit klar legen, ob diese beobachtete Diversität durch Variabilität, durch Kreuzung oder durch sonst irgend eine Ursache, hervorgerufen wurde.

Die Hauptsache war, dass es DARWIN klar wurde, dass Individuen,

die gewöhnlich zu *einer* Species vereinigt werden, sich von einander unterscheiden können, und dass diese Diversität innerhalb der Species, wenigstens zum Teil, unabhängig von der Umwelt war, oder, wie er sich ausdrückt, dass sie in allen möglichen Richtungen variiren, sowohl in solchen, die indifferent in Bezug auf die Umwelt sind, als auch in solchen, die in Bezug auf dieselbe günstig oder ungünstig sind.

Schon lange hatte DARWIN erkannt, dass die Züchter diese Diversität benutzen um domestizierte Organismen ihren Anforderungen dadurch anzupassen, dass sie diejenigen Individuen, die ihren Absichten am besten entsprechen zur ausschliesslichen Weiterzucht auswählten und so kam er zu der Ansicht, dass, falls sich ein Analogon dieser Selektion des Züchters in der Natur auffinden liesse, dieses vielleicht im Stande wäre, die wilden Tiere und Pflanzen ihren *eigenen* Anforderungen an zu passen.

DARWIN's Theorie ist daher weder ursprünglich, noch auch hauptsächlich, eine Theorie des Ursprunges der Arten, sondern wesentlich eine Theorie des Ursprunges der Anpassungen. Er war, wie LAMARCK, überzeugt, dass nur solche Organismen im Stande wären sich zu behaupten — und folglich auf uns den Eindruck einer mehr oder weniger konstanten Species zu machen — welche die Fähigkeit zur Anpassung an Veränderungen in der Umwelt besaßen; und er war ebenfalls mit LAMARCK der Ansicht, dass gerade die Veränderungen der Umwelt die Veränderungen der Organismen — die Variabilität also — die zur Herausbildung der verschiedenen Arten führt, verursachen.

Nicht aber in einer direkten Weise, wie LAMARCK es sich vorstellte. Eine Fähigkeit auf Umweltreize immer in einer für den Organismus vorteilhaften Weise zu reagieren, betrachtete DARWIN als zu mystischer Art. Wie denn könnte Anpassung auf indirekte Weise zu Stande kommen?

Es ist uns allen bekannt, dass DARWIN und WALLACE, unabhängig von einander, zu einer, ihrer Meinung nach, richtigen Lösung gelangten, nachdem sie MALTHUS' Buch über Bevölkerung gelesen hatten.

Weil viel mehr Individuen geboren werden, als am Leben bleiben, so nahm er an — und das erscheint auf den ersten Blick vollkommen gerechtfertigt zu sein — dass diejenigen Individuen, die am besten der Umwelt angepasst sind — diejenigen, die für die Umstände am meisten geeignet sind — die beste Aussicht haben würden am Leben zu bleiben und dass sie die weniger mit ihrer Umgebung harmonisierenden Indi-

viduen allmählich ausmerzen würden. In dieser Weise würde es im, von der allseitiggerichteten Variabilität hervorgerufen, Chaos eine dirigierende Kraft geben, welche die Entwicklung der Organismen in die Richtung der Anpassung zwingt.

So verlockend auch diese Ansicht uns erscheinen mag, so sollte man doch zwei Umstände nicht vergessen: erstens, dass das Maximum der Ausmerzung bereits in so frühen Entwicklungsstadien — meistens sogar schon im Ei- oder Samenstadium — vor sich geht, dass keines der Merkmale, zwischen denen die Selektion ihre Wahl zu treffen hat, noch zur Entwicklung gekommen ist; und zweitens, dass die niederen Organismen, welche sich durch blosse Zweiteilung vervielfältigen, und die höheren Organismen, die sich apogam vermehren, welche beide Gruppen also eine nicht variierende Nachkommenschaft haben, doch vollkommen im Stande sind am Leben zu bleiben.

Zweifellos findet in der Natur eine überaus grosse Vernichtung statt aber diese Vernichtung ist keineswegs beschränkt auf die weniger geeigneten; denken wir nur an die Millionen winziger Organismen, die ein Wal auf einmal verschluckt. Als ich vor einigen Jahren im Yellowstone Park in Amerika reiste, wo die Wälder der Lodgepole pine, *Pinus contorta*, ausserordentlich dicht sind, traf mich der Unterschied zwischen den Bäumen, die am Wegrand wachsen und denjenigen, die tiefer im Walde stehen und von welchen letzteren viele durch den dichten Schatten ihrer Nachbarren eingehen. Zweifellos überlebt ein weit höherer Prozentsatz der Bäume längs den Wegen, als solcher des Waldesinnern, nicht weil die ersteren eine bessere Konstitution haben, sondern weil sie eine bessere Stelle einnehmen, gerade so wie in einem Eisenbahn-Unfall die Schwachen am Leben bleiben können, während die Starken den Tod finden.

Manche anscheinend schöne Anpassung hat sich als eine Illusion erwiesen, wie z.B die Anpassung des apogamen Löwenzahns an Insektenbestäubung.

Zweifellos ist die Zweckmässigkeit mancher sogenannten Anpassung sehr übertrieben worden. Durch ingeniose, während einer Reihe von Jahren fortgeführten Versuche, welche auf die angebliche Imitation mutmasslich ungeniessbarer Schmetterlinge durch mutmasslich geniessbare Beziehung hatten, hat TOWER nachweisen können, dass in Mexico die „Nachahmer“ und die „Vorbilde“ gleich häufig verschlungen werden. Ebenso wenig zeigte sich eine andere Art von Mimikry,

wie z.B. die Nachahmung eines toten Blattes durch Schmetterlinge in der Ruhehaltung, effektiv, sodass TOWER, gewiss richtig, schliesst, dass nicht die Gewandtheit, sondern die glückliche Lage — gerade wie in dem erwähnten Falle der Tannen am Wegesrand — die beste Aussicht gibt um am Leben zu bleiben.

Trotzdem DARWIN's Theorie auf keine zuverlässigere Grundlage errichtet wurde als die von LAMARCK, ungeachtet auch des Umstandes, dass beide Forscher als Ursache der von ihnen angenommenen Variabilität Vorgänge annehmen, welche sich in einer weitzurückliegenden und dadurch unkontrollierbaren Vergangenheit abgespielt hätten, drang DARWIN da durch, wo LAMARCK verfehlte, sodass man erst seit DARWIN allgemein an die Existenz von Evolutionsvorgängen zu glauben anfang. Zwar gibt es auch jetzt noch Lamarckisten und hat sich sogar eine neo-Lamarckistische Schule ausgebildet, die grosse Mehrzahl der Naturforscher aber waren, seit DARWIN, Anhänger der nach ihm genannten Lehre und waren nur verschiedener Meinung in Bezug auf die Frage wie die allseitig gerichtete Variabilität Evolution verursachen könnte, speziell ob den grossen Abänderungen — den sogenannten sprungweisen Variationen — oder den kleinen individuellen Abänderungen die grössere Bedeutung zukäme, ob also die Evolution *per saltum* oder mehr allmählich vor sich geht.

Es war DE VRIES, der diesen Punkt experimentell zu entscheiden versuchte. DARWIN hatte bereits, indem er — dessen unbewusst — HIPPOCRATES folgte, die Hypothese entwickelt, dass die Keimzellen nur Anhäufungen kleiner Teilchen seien, die von den Zell-arten, die den Organismus zusammensetzen, den Fortpflanzungsorganen zugeführt werden. Diese Teilchen nannte er Pangene. Ein jedes Pangen wäre folglich ein Keim, eine Art von Samen einer besonderen Zell-Art. Er nahm also an, dass jede Fortpflanzungszelle einen vollständigen Satz sämtlicher verschiedener Keime, die zusammen den Organismus bilden, enthalte.

DARWIN brauchte eine derartige Hypothese um die Vererbbarkeit des Effekts von Gebrauch und Nicht-Gebrauch zur Verstärkung oder Abschwächung der Organe — die er, LAMARCK in dieser Hinsicht folgend, annahm — zu erklären. DARWIN vermutete, dass diese Pangene hauptsächlich mittels des Blutes transportiert werden würden. GALTON unterzog diesen Punkt einer experimentellen Prüfung durch Transfusion des Blutes farbiger Kaninchen in weisse, und da er dabei keinen

nachweisbaren Erfolg hatte, indem, auch die nach dieser Transfusion geborenen Nachkommen weiss blieben, so lieferte dieser Versuch keine Stütze für DARWIN'S Hypothese. Andererseits muss aber zugegeben werden, dass dieses Experiment nicht genügte um den Beweis zu erbringen, dass diese Hypothese falsch war. DE VRIES verbesserte DARWIN'S Hypothese wesentlich durch die Annahme, dass nicht nur jede Zellart, sondern vielmehr jede Eigenschaft des Organismus von einem besonderen Pangen verursacht würde und er stellte sich solche Pangene als winzige, unsichtbare, lebendige Einheiten vor. In dieser Weise wurden die Pangene zu den Trägern der vererbaren Eigenschaften des Organismus. Durch eine weitere Annahme hob er die Schwierigkeit des von DARWIN notwendig erachteten Transports dieser Keimchen durch den ganzen Körper des Organismus auf.

Diese Annahme war, dass der Zygotenkern aus welchem ja ein jeder höhere Organismus hervorgeht, bereits den ganzen Pangenensatz des Organismus enthielt und diesen trotz wiederholten zahlreichen Teilungen auf alle Tochterkerne übertrug, indem vorausgesetzt wurde, dass jede Kernteilung auch eine Teilung sämtlicher in dem Kern enthaltenen Pangene war.

Das Zytoplasma besteht, nach DE VRIES' Auffassung, ebenfalls aus Pangen, braucht aber keinen vollständigen Satz derselben zu enthalten, da es, nach seiner Annahme nur von einem Teil der im Kern vorhandenen Pangen gebildet wird, welche erst nach stattgefundener Teilung den Kern verlassen, sodass die Vollzähligkeit des Pangenensatzes des Kernes nicht zerstört wird. Die Art der im Zytoplasma vorhandenen Pangene ist — so meint er — für jede Zellart des Organismus verschieden und es ist im Grunde diese Verschiedenheit in Pangen-Zusammensetzung, welche die Differentiation erstens der verschiedenen Zellarten und schliesslich auch der verschiedenen Organe der höheren Lebewesen verursacht.

Wie verlockend auch in mancher Hinsicht diese Hypothese ist, so setzt sie doch recht vieles voraus, z.B., um nur einen Punkt hervorzuheben, dass ausser der Teilung aller Pangene während der gewöhnlichen Karyokinese, nur ein entsprechender Teil der Pangene sich teilt, so oft eine besondere Zytoplasma-Art gebildet werden soll. Es ist aber gar keine zytologische Erscheinung bekannt auf die sich eine solche Annahme stützen könnte.

Wenn wir nun aber deswegen auch diesen Teil der Hypothese DE VRIES' bei Seite stellen müssen, so bleibt doch als sehr anziehender Rest die Annahme, dass der Kern aus bestimmten Einheiten, aus Pangenem besteht, anziehend, weil diese Vorstellung uns die Möglichkeit eröffnet, die grosse Diversität in der Natur zu erklären durch die weitere Annahme zahlloser verschiedener Kombinationen einer verhältnismässig kleinen Anzahl von verschiedenen Pangenem, vergleichbar den 26 Buchstaben unseres Alphabets mit denen man zahllose Bücher sehr verschiedenen Inhalts drucken kann.

Eine solche Vorstellung könnte — so würde man vielleicht meinen — leicht zu der weiteren Annahme geführt haben, dass durch Bastardierung diese zahlreichen Rekombinationen zu Stande gekommen wären. Es würde aber diese Annahme nicht genügt haben, weil DE VRIES sich vorstellte, dass jedes Pangen ein organisiertes Ganzes, die kleinst mögliche lebendige Einheit sei, sodass, falls nur Kreuzung die Ursache der Evolution wäre, man zu der Annahme gezwungen werden würde, dass sämtliche Pangene bereits in den Urplasmata vorhanden gewesen wären, was recht unwahrscheinlich ist.

DE VRIES war daher gezwungen eine andre Art der Neubildung von Pangenem anzunehmen, und tat dies denn auch. Er nahm an, dass progressive Artbildung — die einzige welche nach seiner Vorstellung Evolution verursacht — auf die jedesmalige Addition eines einzelnen neuen Pangenes, zu dem bereits im Organismus vorhandenen Satz, beruhte. Diese Hinzufügung sollte von dem Organismus selber bewirkt werden indem es dieses neue Pangen ausbildet. Das Effekt dieser autogenen Pangenbildung nun nannte DE VRIES Mutation.

Da diese Bezeichnung später in sehr willkürlicher Weise angewendet worden ist, für blosse, sogar für bloss vermutete Abänderungen und ohne jegliche Rücksicht auf die Ursache derselben, sodass sogar Bastardspaltungen als Mutationen bezeichnet worden sind, ist es absolut erforderlich zu betonen, dass, wenn wir über die Bildung von sogenannten neuen Arten reden, die Anwendung des Wortes Mutation nur auf die Neubildung von Pangenem erlaubt ist.

Nach DE VRIES' Ansicht unterscheidet sich jede Species — d.h. jede Mikrospecies, denn diese sind es die er Species nennt — von ihrer Mutterspecies durch ein einziges Pangen, welches autogen eben von dieser Mutterspecies an ihren Pangenensatz hinzugefügt wurde. Natürlich ist diese Annahme rein hypothetisch; überdies wurde sie be-

reits aufgestellt und weiter ausgearbeitet bevor DE VRIES nach experimentellen Stützen für sie Ausschau hielt.

Fast hundert Arten wurden, wie er selber sagt, auf diese Annahme geprüft, bevor eine gefunden wurde, die seinen Erwartungen entsprach. Dass er einen solchen Ausnahmefall als ausschlaggebend betrachtete ist natürlich bereits eine Schwäche seiner Theorie; wichtiger aber ist die Frage ob denn, wie DE VRIES meint, dieser Ausnahmefall, den seine Versuche mit *Oenothera Lamarckiana* ans Licht brachten, die Existenz eines Mutationsvorganges beweisen.

Er zeigte zweifellos, dass geselbstete *Oenothera Lamarckiana* neuen Formen das Dasein gibt, welche ebenso konstant sind wie *O. Lamarckiana* selber: Formen — ich stimme ihm in dieser Hinsicht bei —, die ebensoviel oder ebensowenig Anspruch darauf haben als Species bezeichnet zu werden, als *O. Lamarckiana*. Diese Formen lieferten nun, seiner Meinung nach, den experimentellen Beweis der Mutationstheorie. Wir wissen alle wie schnell DE VRIES' Mutationstheorie akzeptiert wurde, was der Tatsache zuzuschreiben ist, dass wir alle in der Existenz vererbbarer Variabilität glaubten, dass aber keiner unserer je im Stande gewesen war ihre Existenz zu beweisen, sodass wir die tiefste Bewunderung hegte für den Mann, dem es endlich gelang.

Es ist eine allgemein gültige Regel, dass man geneigt ist nicht sehr kritisch zu lesen, wenn man mit den erhaltenen Resultaten sympathisiert und so erklärt sich die Tatsache, dass man allgemein übersah, dass DE VRIES' Versuche in Wirklichkeit keineswegs den Beweis der Existenz der Mutation brachten.

Die *Lamarckianas*, mit welchen er seine Experimente anfang waren nicht erst konstant gewesen und also nachträglich durch eine spezielle Behandlungsweise zum Mutieren veranlasst, sondern sie spalteten vom Anfang an die abweichenden Formen ab, die DE VRIES nur Mutanten nannte, und jede und jegliche *Lamarckiana* spaltet dieselben auch jetzt noch ab.

Dieser Umstand zwang DE VRIES zur Aufstellung einer Hilfhypothese, nml. diese, dass *O. Lamarckiana* bereits neue Pangene, welche sich in den Mutanten manifestierten, gebildet hatte, bevor er seine Experimente anfang. Diese Hypothese vernichtet aber seinen Anspruch den Beweis des Mutirens der *O. Lamarckiana* erbracht zu haben.

Etwas später, nachdem sich inzwischen gezeigt hatte, dass *O. biennis* und andere sogenannte Arten des Sub-Genus *Onagra* von *Oenothera* in

ähnlicher Weise wie *O. Lamarckiana* abweichende Formen abspalteten, sah DE VRIES sich sogar genötigt anzunehmen, dass die neuen Pangene, welche sich heutzutage in den Mutanten manifestieren, bereits gebildet worden wären in der weitzurückliegenden Zeit als die ursprünglichen Formen des Sub-Genus *Onagra* entstanden.

Durch die Annahme solcher weit zurückliegenden Praemutationsperioden, wurde die Ursache der wahrnehmbaren Variabilität auch hier wieder — *mutatis mutandis* — wie von LAMARCK und DARWIN, in der unkontrollierbaren Vergangenheit versetzt. Ausserdem war DE VRIES' Hypothese, da sich keine Ursache für die bloss vermutete Neubildung von Pangenem nachweisen liess, eigentlich eine Hypothese der *generatio spontanea* von Pangenem; DE VRIES' artenbildende Mutation war, gerade wie JORDAN's Hypothese der Artenentstehung eine Schöpfungshypothese: JORDAN betrachtet die Arten, DE VRIES die Pangene als geschaffen, resp. als spontan entstanden.

Die Auffassung, dass DE VRIES die Existenz eines Mutationsvorganges nachgewiesen hat, ist demnach nicht in Uebereinstimmung mit den Tatsachen. Es ist weiter wichtig zu betonen, dass DE VRIES sagt: „Neue Arten entstehen als Bastarde“ weil angenommen wird, dass nur so wenige der von *O. Lamarckiana* gebildeten Gameten die neuen Pangene enthalten, dass sie fast ausnahmslos von solchen Gameten, welche die neuen Pangene nicht enthalten, befruchtet werden.

Wenn wir jetzt auf die Theorien von LAMARCK, DARWIN und DE VRIES zurückblicken, so sehen wir, dass sie zwei Punkte gemein haben:

1. Die Ursache der angenommenen Variabilität wird in die weite Vergangenheit versetzt.

2. Bastardierung wird von allen als ergänzende Hypothese gebraucht, während in den einzigen Fällen, in welchen die vermutete Varianten experimentell geprüft wurden — nml. von DARWIN im Falle seiner *Mimuli* und Nelken, von DE VRIES im Falle seiner *Oenotheren* — die Pflanzen, welche der Variabilität verdächtig waren, sich als Heterozygoten entpuppten, oder, in andren Worten, als Bastarde welche in mendelscher oder andrer Weise aufspalteten.

ZWEITE VORLESUNG

Neuere Versuche die Existenz vererbbarer Variabilität zu beweisen

Wir haben in der ersten Vorlesung gesehen, dass weder LAMARCK noch DARWIN, noch auch DE VRIES, die tatsächliche Existenz vererbbarer Variabilität erwiesen haben. Die behauptete Existenz einer so wunderbaren Kraft als die erbliche Variabilität sein würde, war schliesslich nur eine Erfindung des menschlichen Geistes, erfunden um sich eine Vorstellung über die Weise bilden zu können, in welcher Species sich vielleicht ändern könnten.

Der Species-Begriff ist, wie wir gesehen haben, eine Konzeption absoluter Konstanz; Evolution, dagegen, erfordert Inkonstanz, und um diese Forderung zu erfüllen, wurde die Variabilitätslehre erfunden.

Dass die Art der Variabilität, von LAMARCK ausgeheckt, zur Zeit als er seine Lehre entwickelte sich nicht auf Tatsachen stützte, sondern reine Hypothese war, kann nicht geleugnet werden, und ist auch, so weit mir bekannt, nie in Abrede gestellt worden.

Dass die Variabilität, wie sie DARWIN entwickelte, keinen besseren Grund hatte, sondern nur vorgetauscht wurde, z. T. durch Diversität innerhalb heterogener Gruppen, welche man allgemein für homogen hielt, z. T. durch Bastardspaltung, ist ebenfalls klar.

Ebensowenig hat die Mutation von DE VRIES eine wesentlich bessere Grundlage, da DE VRIES selber zeigte, dass *Oenothera Lamarckiana* immer zwei verschiedene Arten von Gameten bildet und folglich selber ein Bastard ist, der nur Konstanz vortäuscht, indem nur eine der drei möglichen Kombinationen dieser zwei Gameten lebensfähig ist. Wenn wir die zwei verschiedenen Gametenarten, die *O. Lamarckiana* bildet, A und B nennen, so finden wir, dass von den drei möglichen Kombinationen derselben: AA, AB, und BB, nur AB lebensfähig ist. Es geht daraus hervor, dass es keine Art *O. Lamarckiana* gibt; *Lamarckiana* ist die Bezeichnung für einen Bastard, der in einer besonderen Weise aufspaltet, ein Vorgang den DE VRIES irrtümlich als einen Hinweis auf Mutation ansah.

Wir haben weiter gesehen, dass LAMARCK und DARWIN offen eingestanden haben, dass die Variabilität ein so langsamer Vorgang ist, dass sie nicht experimentell nachweisbar ist, und DARWIN fügte hinzu, dass die Ursache nicht nur in der weiten Vergangenheit liegt, sondern auch

höchst problematischer Natur ist. Auch sahen wir, dass DE VRIES — durch seine Hilfhypothese der Praemutation — ebenfalls gezwungen war eine weit zurückliegende, gänzlich unbekannte und daher nicht verifizierbare Ursache anzunehmen. Tatsächlich ist seine artenbildende Mutation nur eine Hypothese spontaner Genen-Generation.

Die Anhänger der Hypothese der Existenz vererbbarer Variabilität nach DE VRIES, können in drei Gruppen eingeteilt werden. Die erste Gruppe findet in dem Worte „Mutation“ eine bequeme Bezeichnung für jede ungewöhnliche Erscheinung und scheint eine gewisse Befriedigung zu finden in dem Anschein einer Erklärung, welchen die Anwendung dieser Bezeichnung auf die ungewöhnliche Erscheinung gibt. So ist ein gelbblühendes *Ligustrum*, in den holländischen Dünen unweit eines Gartens angetroffen, aus dem sie zweifellos entwischt war, als eine *mutatio ebbingense* des gewöhnlichen *Ligustrum vulgare*, das in den holländischen Dünen häufig ist, beschrieben worden, und so wurde auch eine exotische *Phalloideen* Art als eine Mutation des *Phallus caninus* beschrieben. Ich erwähne diese Klasse begeisterter Anhänger des Mutationsgedankens nur der Curiosität halber.

Die zweite Klasse von Anhängern der Existenz einer Variabilität prüft in sehr sorgfältigen Versuchen das Verhalten der Organismen und ist zufrieden falls sie findet, dass Organismen, die sie reinzüchtend *glaubt*, abweichende Formen hervorbringen, die sie sodann als Mutationen bezeichnet. Die Frage nach der Ursache dieser sogenannten Mutationen lässt sie vorläufig bei Seite. Zu dieser Klasse von Untersuchern gehören so ausgezeichnete Forscher wie MORGAN und BAUR, von deren Untersuchungen noch weiter unten die Rede sein wird.

Die dritte Klasse von Forschern versucht zu beweisen, dass LAMARCK's Auffassung das Richtige traf — dass also Veränderungen der Umwelt die Ursachen der vererbaren Variabilität sein können. In dieser tritt KAMMERER am meisten in den Vordergrund. Diese Neo-Lamarckisten sind aber keine reine Lamarckisten, denn während LAMARCK annahm, dass nur eine Veränderung der Reize, von Veränderungen der Umwelt verursacht, eine Änderung in der Organisation verursachen könnte, und zwar nur eine derartige Änderung als die Lebensfähigkeit des Organismus unter den neuen Umständen fördern würde, sind dagegen die neo-Lamarckisten bereits zufrieden wenn sie zeigen können, dass irgend eine Art von Reiz irgend eine Änderung des Orga-

nismus herbeiführt und lassen sie die Dauer der Einwirkung — einen so wichtigen Punkt von LAMARCK's Hypothese — gänzlich unbeachtet.

So hat, z. B., KAMMERER die Siphonen der Tunicaten-Art *Ciona intestinalis*, die er in Aquarien in Wien züchtete, abgeschnitten und er war überzeugt die Existenz vererbbarer Variabilität im Sinne LAMARCK's bewiesen zu haben als er fand, dass die Siphonen der Nachkommen dieser misshandelten Ascidien bedeutend länger waren als dieselben der Eltern vor der Amputation. Nicht nur wäre jedoch die Ausbildung eines vergrösserten Organes bei den Nachkommen eine merkwürdige Folge der Amputation — man wäre vielmehr geneigt den entgegengesetzten Erfolg zu erwarten — sondern es gibt nicht den geringsten Beweis, dass das Tier, durch die Ausbildung längerer Siphonen sich den veränderten Umständen anpasste; es kann davon sogar nicht die Rede sein, weil in den Aquarien, in denen sie lebten, keine derartige Veränderung stattgefunden hatte. Ausserdem müssen die auffälligen Siphonen der Ascidien während der langen Zeit ihrer Existenz in der Natur wiederholt verletzt worden sein, sodass man mit Recht erwarten würde, dass falls Amputation einen vererbbaren Erfolg haben könnte, das Maximum dieses Erfolges bereits lange erreicht worden wäre — in andren Worten: die Siphonen der jetzt lebenden Ascidien würden — hinsichtlich ihrer erblichen Bedingtheit — die grösste Länge aufweisen, welche für dieselben erreichbar ist. Ueberdies hat MUNRO FOX¹⁾ bei der Wiederholung dieser Experimente sie nicht bestätigen können. Von 102 Individuen wurden von ihm die Siphonen amputirt, in keinem Falle war das Resultat ein verlängerter Siphon. 59 von diesen Individuen wurden einmal, 35 zweimal and 18 dreimal operirt, von 14 sogar beide Siphonen entfernt. *C. intestinalis* bildet aber lange Siphonen aus, wenn man sie in einer an Algen reichen Suspension hält; versetzt man sie dann nachher in die gewöhnliche Aquariumcirculation, so wird das ursprüngliche Verhältniss zwischen Siphon- und Körperlänge durch ein relativ schnelleres Wachstum des Körpers wieder hergestellt. Algenreichtum des Wassers in welchem KAMMERER seine Versuchstiere hielt oder sonstige herrschende Bedingungen werden also wohl die Ursache der Länge der Siphonen gewesen sein, deren aussergewöhnliche Ausbildung in keiner causalen Verbindung mit der Amputation stände, sondern dann bloss eine nicht uebertragbare Modification wäre.

¹⁾ Journal of Genetics 14, p. 89—91.

In andren Fällen hat KAMMERER dagegen wirklich versucht Organismen durch Aenderungen der Umstände zu beeinflussen. Die Geburtshelferkröte, *Alytes obstetricans*, kopuliert auf dem Lande und das Männchen trägt die Eischnüre um seinen Beinen gewickelt bis die Quappen ausschlüpfen. Das *Alytes*-Männchen hat keine Begattungsschwien an seinen Vorderbeinen, mit welchen er das Weibchen bei der Kopulation festhalten könnte, wie man solche bei den meisten Fröschen und Kröten, welche im Wasser leben und kopulieren, findet. Es wird nun vielfach angenommen, dass diese Schwien sich beim *Alytes*-Männchen nicht länger entwickeln, weil sie eben nicht länger nöthig wären, da das *Alytes*-Weibchen durch sein Leben auf dem Lande weniger schlupfrig ist als die Weibchen andrer Kröten, welche im Wasser leben. KAMMERER nun hielt seine *Alytes* in einem Terrarium, wo sie die freie Wahl zwischen Land und Wasser hatten, und er erhöhte die Temperatur in demselben derart, dass die Tiere das Leben im Wasser bevorzugten, dort auch kopulierten und die Eier absetzten, wie das bei gewöhnlichen Fröschen und Kröten der Fall ist. In einigen Fällen — anscheinend aber in sehr wenigen — erhielt er unter die Nachkommen Männchen mit Begattungsschwien, und er behauptet, dass diese Schwien bis zu einem gewissen Grade vererbt wurden, nachdem die Tiere wieder zum Landleben zurückgekehrt waren. Die ganze Sache ist sehr umstritten und KAMMERER's Publikation zeichnet sich nicht gerade durch einen Ueberfluss kontrollierbarer Daten aus. Sogar wenn wir dies aber beiseite lassen und seine Ergebnisse der Argumentation wegen akzeptieren, so fragt sich ob — wie KAMMERER behauptet — seine Ergebnisse eine Vererbung erworbener Eigenschaften in der Tat beweisen. Meiner Anschauung nach nicht; sie zeigen nur, dass — wie im Falle des *Polygonum amphibium* — *Alytes* durch Veränderungen der Umwelt modifizierbar ist und die einzige merkwürdige Tatsache ist die behauptete Nachwirkung auf die Nachkommen, die das Landleben wieder angenommen hatten. Aber falls alles dieses richtig ist — und das ist gerechtem Zweifel unterworfen — so würde es das Ziel vorbeischiessen, weil normale auf dem Lande lebende *Alytes* keine Schwien haben, sodass die Nachwirkung, falls sie besteht, voraussichtlich nur von sehr kurzer Dauer sein wird.

Es ist unmöglich an dieser Stelle ausführlicher auf andere neo-Lamarckistischen Versuche einzugehen. Meiner Meinung nach ist niemals ein vererbbarer Erfolg von Veränderungen in der Umwelt

nachgewiesen worden; für mich sind die Resultate BONNIERS an Alpenpflanzen massgebend. Wie wir alle wissen, konnte er zeigen, dass Hälften von alpinen Pflanzenindividuen, in die Ebene versetzt, als Nachwirkung der alpinen Umstände einige der so erhaltenen Merkmale während einer Reihe von Jahren beibehielten, dass aber diese erworbenen alpinen Merkmale schon in der ersten, aus Samen gezüchteten, Generation vollständig verschwanden.

Ganz ähnlich liegt der Fall mit KAMMERER's *Proteus*, der gerade das Entgegengesetzte beweist von dem, was dieser daraus schliesst. Als er diese in dunklen Grotten Oesterreichs lebenden Tiere der Einwirkung des Lichtes aussetzte, veranlasste er sie Augen zu entwickeln. Die Tausenden von Jahren dauerende Einwirkung des Dunkels, welche das Verschwinden der Augen bedingte, hat also kein uebertragbares Engramm gebildet, sondern währte nicht länger als das Dunkel selber.

Die neo-Lamarckisten werden sich, wie ich fürchte, durch diese summarische Abweisung ihrer Resultate nicht befriedigt fühlen und ich gestehe ihren Anstrengungen durch meine Beschränkung auf die wenigen aufgeführten Fälle nicht gerecht zu werden; meine einzige Entschuldigung ist Zeitmangel und die Ueberzeugung, dass zur Zeit die Besprechung der sogenannten Mutationen wichtiger ist als die der angeblichen Vererbung erworbener Eigenschaften.

Was der Mutation anbelangt, so müssen wir an erster Stelle darüber einig sein, was wir unter dieser Bezeichnung zu verstehen haben, ehe wir zur Frage heranschreiten können, ob die Existenz dieses Vorganges bewiesen ist oder nicht.

In ihrer modernen Fassung, ist die Mutation eine Konzeption von DE VRIES, sodass es nicht nur gerecht ist, sondern auch vom Prioritätsgesetz gefordert wird, dass dieser Ausdruck nur in dem Sinne gebraucht wird, in dem dieser ihn anwandte.

DE VRIES unterscheidet zwei Arten von Mutationen; solche die neue Arten bilden, und solche, die nur Varietäten das Dasein geben. Die ersteren bezeichnet er als progressive Mutationen, unter den letzteren unterscheidet er zwischen retrogressiven und degressiven Mutationen, eine Unterscheidung die aber nur untergeordneter Bedeutung ist. Dasjenige was mutiert, ist seiner Konzeption nach ein bestimmtes, unsichtbares lebendiges Teilchen des Organismus und sowohl die Kerne als das Zytoplasma sind seiner Meinung nach aus solchen Teilchen auf-

gebaut. Diese unsichtbaren Teilchen, die kleinsten lebendigen Bausteine des Organismus, nennt er Pangene.

Auf dieser Basis sind seine Definitionen ganz unzweideutig: eine progressive Mutation ist die spontane Hinzufügung eines Pangens zum bereits vorhandenen Satze — mit andren Worten, die Bildung eines neuen Pangenes durch den Organismus selber, ohne vorangehende Bastardierung. Eine solche progressive Mutation findet in zwei Etappen statt, eine unsichtbare in welcher das neue Pangen gebildet wird, und eine sichtbare in der es sich durch die Erscheinung einer neuen Art manifestiert. In dieser Hinsicht drückt DE VRIES sich sehr klar aus: Auf S. 367, Bnd. II, seiner Mutationstheorie sagt er: „Jede progressive Mutation ist im Grunde ein doppelter Vorgang und besteht aus der Bildung einer neuen inneren Anlage (Prämutation) und aus der Activirung dieser (sichtbare Mutation)“.

Retrogressive und degressive Mutationen sind dagegen nur Veränderungen in bereits anwesenden Pangen, so dass er auf S. 644 schliesst: „Jede Form welche durch Neubildung einer inneren Anlage entstanden ist, sollte somit als Art, jede andere welche ihre Eigenthümlichkeit nur einer Umprägung einer bereits vorhandenen Anlage verdankt sollte als Varietät aufgefasst werden.“

DE VRIES meinte nun, dass die Resultate der Bastardierung uns ermöglichen würden zwischen diesen beiden grossen Gruppen von Mutationen zu unterscheiden. Auf S. 462 sagt er in welcher Weise: „Retrogressiv und degressiv entstandene Formen folgen bei ihren Kreuzungen mit den entsprechenden Vorfahren den Mendelschen Gesetzen, während progressiv entstandenen sich unisexuell verhalten“. Was dieses bedeutet erörtert er auf S. 741: „Die Bastarde der unisexuellen Kreuzungen sind konstant“.

Um keinen Zweifel über die alleinwichtige Bedeutung der progressiven Mutationen für die Evolution übrig zu lassen, sagt DE VRIES auf S. 714: „Das Product aus der Anzahl der elementaren Eigenschaften eines Organismus und dem mittleren Zeitintervall zwischen zwei auf einander folgenden Mutationen bei seinen Vorfahren ist der biologischen Zeit gleich. Nennen wir die erstere Grösse M (die Mutationen), die Länge der Zeit-intervalle L und die biologische Zeit BZ so haben wir also:

$$M \times L = BZ''$$

Aus dem Texte und zum Ueberfluss auch noch aus einer Fussnote

geht klar hervor, dass die Bezeichnung Mutation hier im Sinne der progressiven Mutation verwendet wird und dass „Biologische Zeit“ die Zeit bedeutet, die seit der ersten Erscheinung von Lebewesen auf Erden verlaufen ist.

Nehmen wir nun einmal an, dass ein Organismus 1000 progressive Mutationen durchgemacht hat und dass die Intervalle zwischen je zwei Mutationen im Mittel 1000 Jahre betragen, so könnten wir daraus schliessen, dass die zwischen der ersten Erscheinung des Lebens auf unserer Erde und die Entstehung des in Rede stehenden Organismus vergangenen Zeit, eine Million Jahre beträgt.

DE VRIES nimmt also an, dass die ursprünglichen Organismen aus nur einem Pangen beständen und dass die progressive Evolution der wiederholten Hinzufügung je eines einzelnen autogen vom Organismus, also ohne Bastardierungsbeteiligung, gebildeten Pangens zuzuschreiben wäre.

Es ist mir nicht möglich in dieser Vorstellung, die keine kausale Erklärung für die Neubildung der Pangene gibt, etwas anderes zu erblicken als eine Hypothese wiederholter spontaner Generation von lebendigen Pangen.

Woher diese Pangene stammen bleibt ein unlösliches Mysterium. Wohl aber versuchte DE VRIES eine Stütze für seine Vorstellung, dass der Organismus aus einer Anzahl verschiedener, unabhängiger Teilchen aufgebaut wäre, zu gewinnen und zwar durch das Studium der feineren Zell-Struktur. Es war natürlich wohlbekannt, dass ebenso wenig wie die Kerne, die Plastiden je *de novo* gebildet werden, dass sie also als besondere Zell-Organoiden zu bezeichnen sind, als welche DE VRIES auch seine Pangene betrachtete. DE VRIES suchte nun nach anderen derartigen Organellen und meinte solche in den Vakuolen und in dem Hyaloplasma, oder zytoplasmatischen Hautschicht gefunden zu haben. Für die Vakuolen nahm er an, dass sie von besonderen, von ihm Tonoplasten genannten, Organellen gebildet werden, für das Hyaloplasma, dass es sich in irgend einer Weise unabhängig vom granulären Plasma bildet und vervielfältigt. Keine dieser beiden Annahmen kann aber, meiner Meinung nach, noch aufrecht gehalten werden, seitdem PFEFFER gezeigt hat, dass die Vakuolen ständig *de novo* gebildet werden.

Ein anderer Umstand aber versprach eine starke Stütze für DE VRIES' geistreiche Spekulationen zu werden. Um seiner Auffassung, dass Orga-

nismen *de facto* ein Aggregat gesonderter lebendiger Pangene sind einen reellen Grund zu verschaffen, ist es nicht nöthig zu beweisen, dass es eine unbegrenzte Anzahl verschiedener Pangene in der Natur gibt; dazu würde schon der Nachweis einer ziemlich kleinen Anzahl genügen, weil durch verschiedene Kombinationen solcher eine praktisch unbegrenzte Anzahl von Organismenformen gebildet werden könnte, gerade so wie die 26 Buchstaben des Alphabets genügen um eine praktisch unbegrenzte Anzahl von Büchern zusammenzustellen.

Anfänglich schienen nun die von MENDEL an seinen *Pisum*-Kreuzungen gewonnenen Resultate, DE VRIES' Auffassung von der Struktur der Organismen vollauf zu bestätigen. Wie wir ja alle wissen, hatte MENDEL gefunden, dass die verschiedenen Merkmale, welche er ausgewählt hatte um deren Uebertragung auf die Nachkommen zu studieren, unabhängig von einander waren und dass sie durch verschiedene Kreuzungen tatsächlich nach Belieben kombiniert werden konnten.

Nach der Wiederentdeckung der Arbeit MENDELS nahm DE VRIES nun an, dass jedes Merkmal von einem besonderen Gen verursacht wurde, und das war, in Verbindung mit MENDELS Resultate, so einleuchtend, dass diese Auffassung allgemein acceptiert wurde. Es wurde aber, leider für diese Auffassung, bald nachgewiesen, dass die Merkmale der Organismen *nicht*, wie MENDEL dachte, völlig unabhängig von einander übertragen werden, sondern in Gruppen und zwar wahrscheinlich in eben so vielen Gruppen als es Chromosomen in den haploiden Kernen der Organismen gibt, eine Kenntniss, die wir hauptsächlich MORGAN verdanken.

MORGAN spricht in seinen Arbeiten von Genen und Mutation und es wird vielfach stillschweigend angenommen, dass diese Gene gleichbedeutend sind mit DE VRIES' Pangene, sowie, dass MORGANS Bezeichnung Mutation DE VRIES' species-bildende progressive Mutation deckt.

Weder dieses noch auch jenes entspricht der wirklichen Sachlage. MORGAN sieht in seinen Genen weder *lebendige* Teilchen, noch nimmt er an, dass Gene je *de novo* gebildet werden wie DE VRIES es im Falle der durch Mutation neugebildeten Pangene tut. MORGAN's Gene sind entweder chemische Molekel oder Gruppen von solchen, welche von beiden lässt sich, wie er selber bemerkt, vorläufig nicht entscheiden. Nach seiner Schätzung sind sie nicht viel grosser als Haemoglobinkomplexe.

Immer mehr Genetiker neigen zur Auffassung, dass dasjenige, was

gewöhnlich ein Gen oder ein Faktor genannt wird nicht ein organoides lebendiges Teilchen ist, dem Pangen von DE VRIES vergleichbar, sondern dass es ein Molekül oder eine Gruppe von Molekeln in den Chromosomen und möglicher Weise auch im Zytoplasma entspricht. Zur Zeit aber ist unsere Kenntnis der Gene auf die welche in den Chromosomen anwesend sind, beschränkt.

Da der Terminus Mutation — ein Äquivalent des Ausdruckes „Vererbare Variation“ — mit gutem Recht nur auf lebendige Teilchen, wie die Pangene nach DE VRIES' Annahme sind, angewendet werden kann, kann es nur Verwirrung verursachen, wenn wir denselben auf nicht-lebendige Molekel oder Gruppen von Molekeln übertragen.

Ich werde daher weiterhin nicht von Mutation von Genen reden, sondern eine neutrale Bezeichnung anwenden, n. l. Alteration von Genen und ich stelle die Frage, ob es bewiesen ist, dass solche Alterationen existieren und wenn dieses der Fall sein sollte, wie sie verursacht wurden.

Um den grundsätzlichen Unterschied zwischen Alterationen von Genen, welche als Molekel oder Molekelgruppen aufgefasst werden, und Mutationen von Pangen, welche der Annahme gemäss lebendige Organoides sind, zu zeigen, sei es mir erlaubt eine andere Auffassung der Konstitution der Lebewesen als die DE VRIES'sche, welche ich im Jahre 1918 auf Holländisch veröffentlicht habe, kürzlich zu erwähnen. Eine der am meisten auffallenden Eigenschaften der Lebewesen ist ihre besondere Form und diese ist so charakteristisch für ein jedes derselben, dass wir sie eben nach diesen Formunterschieden von einander unterscheiden, oder, um einen griechischen Term anzuwenden, nach ihren morphologischen Unterschieden. Es ist sehr schwierig sich eine Vorstellung zu bilden von der Weise in welcher ein bestimmter Morphos, eine bestimmte Form, durch die Wirkung einer Anzahl von einander unabhängiger Teilchen entstehen könnte weil eine ordnungsmässige Aneinanderreihung solcher Teilchen einen diesen aufgelegten Zwang erfordert, durch welchen eine vollständige Unabhängigkeit dieser Teilchen eben ausgeschlossen wird. Wie BLUMENBACH sich bereits 1781 ausdrückte, es muss eine formbildende Kraft, einen *nisus formativus* geben.

Eine derartige Kraft muss sehr allgemein sein, weil, wie FRANKENHEIM bereits sagte und seitdem völlig bestätigt worden ist, amorphe Substanzen nicht bestehen. Kurz, wir wissen jetzt, dass sogar jedes besondere Atom seine besondere Form hat, bestimmt von verschiede-

nen Anzahlen von Elektronen, welche sich in Kreisen, Ellipsoiden oder in Bahnen von irgend einer andern Form um einen zentralen Kern herum bewegen, und diese besondere Formen der Atome, ihrerseits Konstituente der Molekel, geben letzteren deren besondere Form. Das dieses tatsächlich so ist konnten DEBYE und SCHERRER für das Benzolmolekül zeigen. Eine Scheibenform wurde für dasselben nachgewiesen. Benzol, eine Flüssigkeit — d. h. eine Substanz die nur eine geringe intermolekulare Kohesion aufweist —, hat selber aber noch keine bestimmte Form; es nimmt bekanntlich, wie jede andere Flüssigkeit, die Form des Gefäßes an, in das wir es einschenken, es hat keine *individuelle* Form wie die Organismen eine haben. Die am meisten ausgeprägten individuellen Formen, die wir in der unbelebten Natur kennen, welche ebenso kennzeichnend für diese Objecte sind wie die speziellen Formen der Organismen für diese, sind die Krystalle. Durch die glänzenden Leistungen von LAUER und von den BRAGG's wissen wir jetzt dass solche Krystalle ihre individuelle Form den Formen der sie zusammensetzenden Molekel und Atome, verdanken, da ein jegliches Teilchen eines Krystalles das man in eine geeignete Lösung bringt die Molekel und Atome zwingt sich in genau derselben Weise anzuordnen wie sie bereits in jenem Krystallteilchen angeordnet waren. Diese Anordnung wird nun dadurch bestimmt, dass die Formen der am Aufbau beteiligten Molekel und Atome eben keine andere Weise der Aneinanderreihung gestatten.

Hier haben wir also etwas, das sich mit dem Pflanzenkeim vergleichen lässt, da dieser die Molekel, die er als Nahrung gebraucht, ebenfalls zwingt sich zu der Form der betreffenden Pflanze zu ordnen, gerade so wie der Krystallkeim die in der Flüssigkeit herumschwebenden Molekel zwingt sich zu der Form des Krystalles anzuordnen. In beiden Fällen liegt das Geheimnis der Form in einer specifischen Molekel-Anordnung.

Wie weit können wir nun diese Analogie durchführen? Der erste Einwand, der sich uns darbietet, ist dieser, dass Krystalle hart, lebendige Materie dagegen weich ist, und dieses — die Vergleichung zwischen einem Organismus und einem Krystall ist in einer allgemeinen Fassung keineswegs neu — ist immer als ein so wichtiger Einwand empfunden worden, dass man die Vergleichung für nichtig hielt. Seitdem aber LEHMANN uns gelehrt hat, dass es sehr weiche Krystalle — seine halbflüssige Krystalle — gibt, die eine derselben des Zytoplasmas völlig ver-

gleichbare Konsistenz aufweisen, hat dieser Einwand nicht die geringste Bedeutung mehr, während der Umstand, dass es unter den *Radio-larien* Organismen von so genau krystallinischer Form gibt, dass die ihnen gegebenen spezifischen Namen, *octaedrus*, *dodecaedrus* u. s. w., der Krystallklassifikation entliehen sind, darauf hinweist, dass auch Andern diese Analogie aufgefallen ist. Mit mehr Recht könnte man einwenden, dass die Krystallstruktur im Vergleich zur Zytoplasmastruktur doch gar zu wenig komplex ist. Das ist natürlich richtig, jedoch haben die BRAGG's gezeigt, dass auch Krystalle schon eine beträchtliche Differenzierung aufweisen können: aus sehr verschiedenen Molekeln gebildete Schichten lösen einander in regelmässiger Reihenfolge ab und was sehr wichtig ist, Schichten, die nur ein Molekül dick sind, also von derselben Dicke wie jene Schichten in der lebenden Substanz, welche die Physiologen für manche Lebensprocesse unentbehrlich erachten. Wasser ist natürlich für das Leben eine *conditio sine qua non* und das Fehlen desselben, oder die vollständig abweichende Weise in der es in gewöhnlichen Krystallen vorkommt, könnte als triftiger Einwand gegen die vorgetragene Vergleichung gelten, wäre es nicht dass die albuminoiden Krystalle gerade wie keimende Samen Wasser imbibieren und dadurch schwellen können; und wir wissen natürlich alle, dass albuminoide Substanzen zu den wichtigsten Komponenten des Zytoplasmas gehören. Auch können die vielen Einschlüsse welche man in vielen Organismen antrifft nicht als durchschlagender Einwand gegen die Auffassung, dass die Organismen ihre Form einer krystallähnlichen Struktur verdanken, gelten, seitdem wir wissen, dass z. B. die Kalzitkrystalle von Fontainebleau so viel Sand zwischen ihren Krystallschichten enthalten können, dass man geneigt wäre anzunehmen, sie seien ausschliesslich aus Sand gebildet, trotzdem sie jedoch die typische Kalzitform aufweisen. Mir scheint somit, dass der Vergleich der Form eines lebendigen Organismus mit derselben eines Krystalls in so weit berechtigt ist, dass beide ihre Form einer im Prinzip vergleichbaren sehr bestimmten molekularen Bau verdanken. Wird die Richtigkeit dieses Vergleiches anerkannt, so werden wir auch zu dem Schluss gezwungen, dass das Leben nicht eine Eigenschaft eines jeden Komponenten des Organismus zu sein braucht — wie DE VRIES es für seine Pangene annahm — sondern vielleicht, meiner Ansicht nach wohl sicher, eine Eigenschaft des Ganzen ist, gerade wie viele Eigenthümlichkeiten, optische und sonstige, zwar Eigenschaften des Krystalles, nicht aber eines jeden dessen Komponenten sind. Ein

Lebewesen könnte folglich aus an sich nicht lebendigen Constituenten zusammengesetzt sein.

Falls meine Ansicht, dass die Organismen ihre Eigenschaften bestimmten molekularen Anordnungen verdanken, das Wesen der Sache trifft, so sollte es möglich sein nach zu weisen, dass sowohl das Zytoplasma wie die Chromosomen eine bestimmte molekulare Anordnung besitzen. In der Tat haben nun Zoologen bereits vor längerer Zeit gezeigt, dass etwas derartiges für das Zytoplasma tierischer Eier sicher zutrifft, während MORGAN's Untersuchungen an *Drosophila* eine bestimmte molekulare Anordnung in den Chromosomen an's Licht brachten.

Es gibt jedoch einen grundsätzlichen Unterschied zwischen einem Krystall und einem Organismus, nämlich diesen, dass chemische Reaktionen innerhalb eines Krystalles nicht vorgehen, während eine sehr grosse Anzahl solcher innerhalb des Organismus stattfinden und diese werden — und das ist für mich der wichtigste Einwand gegen diejenigen, die Alterationen innerhalb der Organismen als Mutationen auffassen — von den Mutationisten vollständig vernachlässigt, denn sie arbeiten mit ihren Genen, als wären diese — mit der alleinigen Ausnahme des Mutirens — die inertesten Substanzen, die man sich denken könnte. Ich werde bald noch Gelegenheit haben auf diesen wichtigen Punkt zurück zu kommen.

Lasst uns nun sehen welcher Art die uns tatsächlich bekannten Alterationen der Organismen sind, und solchen, deren Ursachen uns im grossen Ganzen bekannt sind und solchen, deren Ursachen wir anerkannter Weise nicht kennen oder höchstens nur vermuten können, eine gesonderte Besprechung widmen.

Die am Besten bekannte Ursache der Alteration ist natürlich die Bastardierung, sodass wir uns vollständig klar darüber sein müssen welche Bedeutung dieser Bezeichnung zukommt. Wir kreuzen nicht, wie man gewöhnlich sagt, Individuen, sondern Gameten. Dieses leuchtet sofort ein, wenn wir bedenken, dass wir auch durch Selbstbefruchtung eines Bastardes eine Kreuzung ausführen können. Wir können diese „gewöhnliche“ Art der Bastardierung, wobei eine jede von zwei Gameten die gleiche, also, halbe Chromosomenzahl zur Zygote beisteuert, haploide Bastardierung nennen. Es ist von vornherein nicht so klar, dass wir auch sub-haploide und super-haploide Bastardierung effectuiren

können. Im ersteren Falle beteiligt sich nur ein Teil des Chromosomensatzes von einem oder von beiden Gameten an die Kreuzung wodurch eine Zygote mit weniger Chromosomen als die übliche diploide Zahl oder höchstens mit der gleichen Chromosomenzahl entsteht, im zweiten Falle hingegen enthält das Kreuzungsprodukt mehr als die diploide Chromosomenzahl. Sub-haploide Bastardierung kann auf wenigstens drei Weisen stattfinden, nämlich: 1. durch das Eindringen eines oder mehrerer Chromosomen der einen Gamete in die andere; 2. durch den Auswechsel einer ungleichen Anzahl von Chromosomen zwischen zwei haploiden Sätzen, oder, 3. durch den Austausch von Teilen von Chromosomen — die sogenannte crossing-over —; superhaploide Bastardierung findet statt, wenn Nuklei mit einer höheren Chromosomenzahl als der haploiden sich mit einander vereinigen oder wenn ein solcher Kern sich vereinigt mit einem normalen; es entstehen aus einer solchen Verbindung Individuen mit einer höheren Chromosomenzahl als die diploide und zwar oft polyploide. Ungleiche Chromosomenverteilung, analog der für die sub-haploide Bastardierung beschriebenen, kann eine Komplikation ergeben.

Sehen wir uns jetzt die verschiedenen Fälle an:

Haploide Bastardierung

Hier haben wir zwischen zwei Gruppen zu unterscheiden; in der einen haben die zwei sich vereinigenden Gameten eine gleiche Chromosomenzahl, in der andern eine ungleiche.

Der erste Fall gilt für Erbsen, an welchen MENDEL seine Resultate erhielt, sodass wir denselben als

Mendelsche Bastardierung

bezeichnen werden.

Im Prinzip ist die MENDELSche Bastardierung ein sehr einfacher Vorgang: eine Gamete, die in Verbindung mit einer andern der gleichen Konstitution im Stande ist das Merkmal *A* zu erzeugen, gibt nach Kreuzung mit einer Gamete, die mit einer andern der gleichen Konstitution das Merkmal *a* zu erzeugen vermag, einen Bastard, der — wie auch seine äusseren Merkmale ausfallen mögen — zur Zeit der Geschlechtsreife die gleichen zwei Arten von Gameten hervorbringt, wie diejenige aus deren Vereinigung er selber entstanden ist. Wenn wir diese Tatsache — unter Annahme, dass die zwei Gametenarten in

gleicher Zahl erzeugt werden ohne Rücksicht auf die Ursache dieses Vorganges — in einer Formel darstellen, so erhalten wir:

$$A + a \rightleftharpoons Aa.$$

Diese Formel zeigt, von links nach rechts gelesen, was bei der Bildung des Bastards vorgeht, während derselbe von rechts nach links gelesen angibt was bei der Bildung der Gameten geschieht, ist aber auch, wie AEBLY ¹⁾ jüngst betonte, die für eine reversible chemische Reaktion uebliche.

Die Grundlage der MENDELSchen Vererbung erinnert uns demnach an ein System chemischer Reaktionen, welche in der Zygote in der einen Richtung, bei der Gametenbildung aber in der entgegengesetzten Richtung verlaufen.

Es muss aber eine Komplikation vorliegen, denn eine gewöhnliche reversible chemische Reaktion verläuft niemals vollständig in der einen oder andren Richtung. Ohne Komplikation würde also in unserm Falle Aa unmittelbar nach seiner Bildung in A und a auseinanderfallen, welche beiden Komponenten sich aber sofort wieder zu Aa vereinigen würden. Diese beiden Vorgänge würden so lange anhalten bis ein Gleichgewichtszustand sich einstellt, in dem durch die Kombination von A und a ebensoviel Aa gebildet wird, als sich andererseits durch die entgegengesetzte Reaktion in den Bestandteilen A und a zergliedert. Der Faktor der die Einstellung dieses stationären Zustandes bestimmt ist der Gleichgewichtsfaktor K , dessen Wert sich mit der Temperatur, mit dem Luftdruck u. s. w. ändert.

Die Reaktion ist folglich unvollständig und das Mass der Unvollständigkeit wird bestimmt durch den Wert von K ; sie kann aber vollständig verlaufen, wenn durch irgend einen Umstand das Gleichgewicht zerstört wird und dieses wird natürlich der Fall sein wenn die Reaktion die der erwünschten entgegengesetzt ist, verhindert wird.

Nun wissen wir, dass in den somatischen Zellen der Bastarde in der Regel keine Spaltung von Aa in A und a stattfindet, sodass diese Zellen eine Substanz enthalten müssen, welche die entgegengesetzte Reaktion verhindert, während diese verhindernde Substanz zur Zeit der Gametenbildung eliminiert werden muss.

Dann muss aber doch noch eine andere Komplikation eintreffen, denn,

¹⁾ J. Aebly: Ueber die Möglichkeit einer chemischen Deutung der Bastardierung und Mendelspaltung. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 69, 1924, p. 39—51.

wenn das nicht der Fall wäre, so würde die Desintegration von Aa in A und a nicht vollständig verlaufen und somit würde ein gewisser Prozentsatz der Gameten die Substanz Aa enthalten. Nach CASTLE soll das wirklich zutreffen können, aber die allgemeinere Ansicht ist doch, dass Gameten immer „rein“ sind. Der vollständige Verlauf der Reaktion lässt sich aber sehr gut erklären durch die Annahme, dass die Substanzen A und a unmittelbar nach ihrer Bildung entfernt werden, sodass sie sich nicht wieder vereinigen können, und dass die Desintegration und die Entfernung anhalten bis die Substanz Aa völlig zerfallen ist.

Mir scheint, dass diese Vorstellung der Bildung des Bastards und der Gametenbildung sich sehr gut verträgt mit dem was wir von den zytologischen Vorgängen wissen. Ein Chromosom A und ein Chromosom a treffen sich in einer Zygote, die beiden Substanzen A und a vereinigen sich zu Aa und Desintegration findet nicht statt weil sich zur selben Zeit eine hypothetische Substanz ausbildet, welche die entgegengesetzte Reaktion verhindert. Diese Substanz wird während der Meiosis entfernt, die Desintegration setzt ein und weil die elterlichen Chromosome auseinander gehen, werden die Substanzen A und a getrennt und kann die Reaktion vollständig ablaufen. Nur bleibt die Frage ob die Annahme, dass Bastardierung und Mendelspaltung mit den beiden Richtungen in welchen eine chemische Reaktion verlaufen kann, vergleichbar sind zwingend ist; AEBLY meint, dass dieses in der Tat der Fall ist, und ich stimme ihm darin bei, falls wir annehmen — wie wir es ja müssen — dass irgend eine Substanz die Ursache der vererbaren Eigenschaften ist, weil sodann zwischen solchen Substanzen, die selbstverständlich solcher Art sein müssen, dass sie in den Lebensprozessen sehr leicht auf einander einwirken können, wohl immer ein chemisches Potentialgefälle besteht und sich also ein chemischer Prozess abspielen muss.

Falls diese Ansicht den tatsächlichen Vorgängen annähernd entspricht, sehen wir auch gleich weshalb erworbene Eigenschaften nicht vererbt werden können — sie vergegenwärtigen nur eine durch die äusseren Umstände verursachte Verschiebung des Gleichgewichts der Reaktion, das sich wieder ändert wenn die äusseren Umstände sich ändern; vererbare Alterationen können auf diese Weise nie zu Stande kommen.

Wir erkennen weiter weshalb jedes Individuum wahrscheinlich in irgend einer Hinsicht ein Bastard sein wird; Homozygoten können nur

aus der Vereinigung zweier Gameten von absolut identischer Zusammensetzung hervorgehen, was hinsichtlich der komplizierten chemischen Reaktionen, welche in den Organismen vorgehen, wohl kaum je der Fall sein wird da sie dazu nicht nur die gleiche Strukturformel sondern auch die gleiche Raumformel haben müssten. Das wird sogar nicht zutreffen für Gameten von sogenannten reinen Linien oder von Klonen von derselben „reinen“ Linie herkömmlich.

Die einzig mögliche Weise die Existenz vererbbarer Variabilität zu beweisen wäre mittels vollständig reinen Materiales, also mittels der sogenannten reinen Linien. Dieses Prinzip der Reinkultur hat in manchen Fällen vorzügliche Resultate ergeben; es hat uns gezeigt, dass die dem Anschein nach sehr variable *Draba verna* tatsächlich ein Aggregat einer sehr grossen Anzahl konstanter Typen ist, dass es die Diversität innerhalb dieser sogenannten Species war, welche die Variabilität der „Species“ vortauschte; es hat ergeben, dass die behauptete noch grössere Variabilität der *Algae* und *Fungi*, die man allgemein als Polymorphie bezeichnete, ein Mährchen war; es hat weiter gezeigt, dass innerhalb anscheinend äusserst homogener Gruppen, zahlreiche sogenannte reine Linien unterschieden werden können. Diese sogenannten reinen Linien sind aber — zugegebenermaassen — nicht in allen Hinsichten rein, sondern man nimmt an — ich sage nicht, dass dies auch zutrifft — dass sie in Bezug auf ein Merkmal oder auf sehr wenige Merkmale rein sind. Wenn man nun Abweichungen in Bezug auf andere Merkmale — wie JOHANNSEN es im Falle seiner sogenannten reinen Linien tat — Mutationen nennt, statt diese unerwarteten Abweichungen als ein klares Zeichen der nicht vollständigen Reinheit der Linie zu deuten, so wirft man, practisch gesprochen, das Prinzip der reinen Linie über Bord und öffnet dem alten Feind, der Variabilität vortauschenden Diversität, Tor und Thür.

Ich muss gestehen, dass ich, auf Grund unserer jetzigen Kenntnisse, keine Möglichkeit erblicke um eine wirkliche Reinkultur eines höheren Organismus zu erhalten. Sogar falls die Struktur zweier Gameten uns genau bekannt wäre — was nicht der Fall ist — und wir könnten zwei völlig gleichartige Gameten vereinigen — was für die höheren Organismen nicht möglich ist, weil zwar beide Gameten einen Kern zur Zygotenbildung beitragen, jedoch nur eine derselben, die weibliche, das Zytoplasma liefert — so würden wir noch nicht gewiss sein einen reinen Organismus, d. h. einen solchen, der nur die gleichen Gametenart bildet

als bei dessen Entstehung beteiligt war, zu erhalten, weil die beiden sich vereinigenden Gameten auf einander einwirken und wir das Resultat dieser Einwirkung nicht kennen. Um nur eine Fehlerquelle zu nennen: Chromosomenaberration kann auch in einem völlig homozygoten Organismus während der Meiosis stattfinden, und sogar eine kleine Unregelmässigkeit in der Spaltung der Chromosomen könnte zu andern Reactionen, zu verschiedener Enzymbildung z. B., führen.

Es ist daher besser zu gestehen, dass es uns nicht möglich ist einen sogenannten homozygoten Organismus — eine Bezeichnung, die *de facto* nur auf einen aus inerten Genen, nicht aber auf einen aus auf einander einwirkenden Substanzen bestehenden Organismus anwendbar wäre — zu erzeugen, als sich einer Illusion hinzugeben, welche uns zu unbegründeten Schlüssen führt.

Wir befinden uns etwa in dieser Lage: Wir bringen zwei Gameten beisammen, deren wirkliche Art uns eigentlich völlig unbekannt ist, diese wirken schon in der Zygote auf einander ein und liefern sodann unter Durchmachung einer grossen Zahl von Teilungen den Soma, von dessen wirkliche Natur wir eigentlich auch nichts wissen.

Wir können, meiner Meinung nach, was wir wirklich tun am besten dadurch illustrieren, dass wir die beiden Gameten mit Mischungen sehr komplizierter chemischer Substanzen, den Körper mit einem Reagenzglas vergleichen, in dem diese Mischungen frei auf einander einwirken können. Wie würde man nun einen Chemiker beurteilen, der zwei ihm sehr unvollständig bekannte Substanzen in ein Reagenzglas zusammenbringt und der, wenn die Resultate ihrer Einwirkung aufeinander nicht seinen Erwartungen entsprechen, diese unerwarteten Resultate einer Mutation der diesen Mischungen zusammensetzenden Elementen zuschreibt? Dennoch ist das, wie mir scheint, gerade was die Mutationisten, die ihre Unbekanntheit mit der Natur der Gene mit welchen sie arbeiten offen eingestehen, tun.

Mit dieser Kritik will ich aber nicht sagen, dass wir bei weiteren Bastardierungsuntersuchungen die Gen-Konzeption nicht anwenden sollten: wir müssen dies wohl tun, weil wir bis jetzt nichts haben um sie zu ersetzen und diese Methode bereits sehr wertvolle Resultate ergeben hat. Ebenso wenig will ich sagen, dass ein mutationsähnlicher Vorgang nicht bestehen kann — wir müssen die Möglichkeit irreversibler Reaktionen offen lassen — aber ich betone, dass, wenn wir zur Zeit von Mutation reden, wir keinen besseren Grund dazu haben als die

Alchemisten hatten als sie von einer Transmutation der Elemente redeten. Zwar ist das Vorkommen einer solchen Transmutation viel später in einigen Fällen nachgewiesen worden; die Alchemisten selber waren aber ausser Stande diesen Nachweis zu erbringen, weil deren Kenntnis der Elemente dazu absolut ungenügend war. Genau so steht es mit unserer Kenntnis von den Genen und ich werde daher weiterhin die *Möglichkeit* der Existenz von Mutationen beiseite lassen und untersuchen welche Ursachen wir für die *wahrnehmbaren* Veränderungen der Organismen auffinden können.

Im Falle der MENDELSchen Bastardierung wissen wir, dass diese Ursache die Paarung verschiedener Chromosomen, also nicht die Paarung gesonderter Gene ist, und dass diese Chromosomen auf einander einwirken müssen, weil es sonst nicht möglich sein würde Bastarde zu erhalten, die zwischen den Eltern intermediär sind. Zwar würde man sich wohl ein ähnliches Resultat ohne chemische Einwirkung *vorstellen* können, n. durch blosse Mischung der elterlichen Erbmassen, in ähnlicher Weise wie z. B. nach Mischung von Eisen- und Nickelpulver eine Farbe auftritt, die so ungefähr die Mitte hält zwischen den Farben der beiden Constituenten, ja es wäre sogar die Faktorensplaltung — um eine häufig verwendete quasineutrale Bezeichnung zu gebrauchen — sehr wohl in Einklang mit einer solchen Ansicht zu bringen, wäre es nicht, dass die Leichtigkeit mit der die Eiweissstoffe welche den Organismus hauptsächlich aufbauen, chemisch reagieren, einer solchen Ansicht widerstrebt. Es entspricht also die andeutungsweise entwickelte Vorstellung der reversiblen chemischen Reaktion der Sachlage wohl besser.

Eine in dieser Beziehung heikle Frage möchte ich jetzt zur Discussion stellen. Sind wir berechtigt von einem bestimmten Etwas — sagen wir von irgend einer Molekelgruppe — das ein Merkmal verursacht, zu reden? Es ist ja leicht zu sagen, dass die blaue Blütenfarbe von einem Blaufaktor verursacht wird; ist das aber richtig? Wir wissen nichts darüber, es mag sein, es mag auch nicht sein, wie wir sofort erkennen wenn wir zum Vergleich eine leblose Substanz heranziehen. Kupfersulfat in krystallinischer Form, in der es eine bestimmte Menge sogenannten Krystallwassers enthält, ist blau. Durch genügende Erhitzung verliert es das Krystallwasser und ist nicht länger blau; dürfen wir nun sagen, dass das Krystallwasser den Faktor für blaue Farbe darstellt? Keinenfalls, denn wir wissen, dass diese Farbe auch verschwindet, wenn wir dem Kupfersulfat entweder das Kupfer, oder den Schwefel, oder

den Sauerstoff entziehen; jede dieser Substanzen würde mit gleichem Recht als Blau-Faktor bezeichnet werden können, während tatsächlich die blaue Farbe durch die kombinierte Wirkung aller dieser Substanzen verursacht wird.

Dennoch wissen wir, dass die Chemiker in sehr vielen Fällen sagen können, dass bestimmte Atomgruppen — z. B. die Carboxyl-Gruppe — in gewissen chemischen Substanzen, etwas bestimmtes verursachen können; sodass, falls es in den Chromosomen eine bestimmte Molekulare Anordnung gibt — wie es der Fall sein muss — es sehr wohl möglich sein mag in denselben gewisse Teile ausfindig zu machen, die eine bestimmte Rolle in der Entwicklung eines bestimmten Merkmales spielen. Dieses behauptet MORGAN sogar bereits für die *Drosophila*-Chromosomen, ueber die noch weiter unten die Rede sein wird, getan zu haben und das scheint in der Tat zu treffen. Aber wenn der gewöhnliche Effekt, der einer lokalisierten Molekel-Gruppe zugeschrieben wird, ausbleibt und von einem anderen, ähnlichen ersetzt wird, so lehne ich es aufs bestimmteste ab dieses als einen Beweis für die Veränderung dieser Gruppe anzusehen, weil zweifellos so viele Gruppen bei der Ausbildung eines Merkmals zusammenwirken, dass die Veränderung ebenso wohl in irgend einer andern dieser Molekelgruppen stattgefunden haben mag. Ja sogar ist es keineswegs ausgeschlossen, dass die Veränderung von etwaigen von aussen eingeführten Faktoren herrührt, oder auch von der Entfernung solcher Faktoren durch Bastardspaltung oder sogar von einer veränderten innern Anordnung bereits vorhandener Faktoren, wie dieselbe in MORGAN's cross-overs zu Stande kommt.

Ich wiederhole, meiner Meinung nach, lässt sich nichts derartiges beweisen, solange unsere Kenntnis der Vorgänge im Organismus so beschränkt ist wie es leider noch zur Zeit der Fall ist.

Zusammenfassend: Die MENDEL-Spaltung ist die Folge eines Chromosomenaustausches zwischen zwei Gameten, die eine gleiche Chromosomenzahl aufweisen und die in dieser Weise entstehende Diversität der Nachkommen wird bestimmt von der Anzahl der Chromosomen der haploiden Kerne, die obwohl homolog, einander nicht völlig gleich sind, und demnach Paare mit entgegengesetzten Qualitäten bilden. Ist diese Anzahl n , so ist, wenn wir es mit einem selbstbefruchtungsfähigen Organismus zu tun haben, 2^n die Zahl der möglichen verschiedenen Kombinationen. In der Erbse gibt es 7 Chromosomen deren jede in den Chromosomenpaaren von seinem Partner verschieden sein kann, so-

dass die Zahl der möglichen genotypisch verschiedenen Kombinationen 2^n oder 128 ist und diese sämtliche theoretisch möglichen 128 sind tatsächlich von MENDEL, in verschiedenen Kreuzungen, erhalten worden.

Wenn wir es aber mit Organismen zu tun haben, die, wie Tiere und zweihäusige Pflanzen, nicht selbstbefruchtungsfähig sind, so ist die Zahl der möglichen Kombinationen weit grösser, wie von WINGE zum ersten Mal hervorgehoben worden ist. In solchen Fällen ist, wie wir an uns selber erfahren, jedes Individuum gewöhnlich heterozygot in einem oder mehreren Merkmalen, und daher stammt die Diversität unserer Kinder. Deshalb ist die Paarung zweier Individuen eines nicht selbstbefruchtungsfähigen Organismus gewöhnlich eine Paarung zweier Bastarde. Nehmen wir den extremen Fall, dass das männliche und das weibliche Individuum beide in sämtlichen Chromosomen heterozygot sind und nehmen wir für die haploide Chromosomenzahl wieder n , so erhalten wir in F_1 bereits 4^n und in den folgenden Generationen 10^n genotypisch verschiedene Formen, deren 4^n völlig homozygot sein werden. Wenn $n = 4$, wie bei *Drosophila*, so können wir von einem Individuum 16 verschiedene Gameten erhalten, folglich 32 von zweien deren. In F_1 einer Kreuzung beider werden sich bereits 256 verschiedene Formen ergeben und in F_2 ungefähr 10.000, deren 256 homozygot sind. Falls also die wilden *Drosophila*-Fliegen, welche MORGAN in seinen Versuchen gebraucht und zwar nicht nur bloss am Anfang sondern wiederholt nicht sämtlich homozygot gewesen sind, und das können sie wohl kaum gewesen sein, so brauchen wir die Mutation nicht zu Hilfe zu rufen um die Entstehung abweichender Typen zu erklären.

Die mögliche Formenanzahl, welche ein selbstbefruchtungsunfähiger Bastard erzeugt, wächst natürlich viel schneller mit der Anzahl der miteinbezogenen Chromosome an als dieselbe eines selbstbefruchtungsfähigen Bastards. So hat WINGE z. B. berechnet, dass wir, ausgehend von zwei durchweg heterozygoten Individuen eines Lineonten mit 8 Chromosomen in der haploiden Phase, in F_1 65.536 verschiedene Typen erhalten können und in F_2 eine Milliard.

Nach der Erörterung dieser Tatsachen brauchen wir die Bedeutung der Kreuzung als eine Quelle neuer Typen nicht weiter zu betonen.

Und dass tatsächlich Bastardierung den Tatsachen, die man Mutation genannt hat, zugrunde liegt, geht, wie ich glaube, hervor aus der Erfahrung EMERSON'S, — der wohl auf diesem Gebiet die grösste Er-

fahrung hat — an *Zea*-Bastarden. Als ich ihn vor drei Jahren in Amerika sah, erzählte er mir, dass er nie einer Erscheinung begegnet war, die als Mutation innerhalb einer Gamete gedeutet werden könnte, dass er aber solche Fälle in somatischen Zellen wahrgenommen hatte — in andren Worten, wo zwei Chromosomensätze, von verschiedenen Gameten herkömmlich, sich vereinigt hatten und wo deshalb eine Wirkung derselben aufeinander möglich war.

Auch brauchen wir nicht daran zu zweifeln, dass die Vorgänge, welche für gezüchtete Pflanzen und Tiere nachgewiesen worden sind, auch auf wilde Formen anwendbar sind, seitdem GEROULD hat feststellen können, dass die aus der Natur genommenen Alfalfa-Schmetterlinge augenblicklich Abweicher erzeugen, d. h. Spaltungsprodukte hervorbringen, gerade derselben Art als diejenigen welche MORGAN in seinen *Drosophila*-Kulturen als Mutationen beschreibt.

Diese Ergebnisse sind uns klar, so bald wir einsehen, dass eine LINNÉ'sche Art, oder besser ein Linneon, nichts anders ist als eine Gruppe sehr ähnlicher Individuen, welche eine grosse Anzahl sehr verschiedener Gameten erzeugen können. Wir können dieses, ich wiederhole, am klarsten im Linneon, dem wir selber angehören, an der Diversität der Nachkommen eines jeden Menschenpaares erkennen.

Nicht-Mendelsche haploide Bastardierung von Gameten mit gleicher Chromosomenzahl

Wir haben gesehen, dass die MENDEL-Bastardierung auf einem Chromosomenaustausch zwischen den bastardirten haploiden Sätzen bei der Reduktionsteilung beruht. Nehmen wir nun an, dass ein derartiger Austausch nicht stattfände, was würde dann vorgehen? Es ist klar, dass wir die genau gleichen haploiden Sätze, welche den Bastard gebildet haben, wiedererhalten würden. In dieser Weise habe ich vor längerer Zeit versucht das Verhalten von *Oenothera Lamarckiana* und aller dergleichen Oenotheren zu erklären. Es ist bekannt — keiner hat dies, so weit ich weiss, geleugnet — dass die grosse Mehrzahl der von *Oenothera Lamarckiana* gebildeten Gameten, nur zwei Arten angehört, welche von RENNER mit den Namen *velans* und *gaudens* belegt worden sind. Nach meiner Annahme, dass kein Chromosomenaustausch stattfindet, sollte der Bastard *O. Lamarckiana* wieder diese beiden Gametenarten bilden und er tut dieses tatsächlich. Da weiter weder die

velans-velans-Kombination noch die *gaudens-gaudens*-Kombination lebensfähig ist, bleibt nur die *velans-gaudens*-Kombination, die wir *O. Lamarckiana* nennen, übrig und wiederholt dieselbe sich in jeder Generation; nur durch das Absterben der beiden andern theoretisch möglichen Kombinationen täuscht sie Konstanz vor; in der Tat ist *O. Lamarckiana* ein sich wiederholender Bastard. Während es, zur Zeit als ich diese Hypothese aufstellte, keine zytologische Grundlagen für eine derartige Annahme gab, so scheinen solche jetzt vorzuliegen, da ein amerikanischer Forscher in einer vorläufigen Mitteilung ¹⁾ berichtet hat, dass in *Oenothera muricata* die Chromosomen derart in einem Ring angeordnet sind, dass kein Austausch zwischen ihnen stattfinden kann. In andren Fällen kommen Unregelmässigkeiten vor, welche die Ursachen der Entstehung der sogenannten Mutanten, wie *O. lata* u. a., die ein Chromosom mehr haben als *O. Lamarckiana*, sind, während in noch andren Fällen die Anordnung derart war, dass die Möglichkeit zur Chromosomen-Austausch gegeben war. In andren Worten, es ist wahrscheinlich, dass die sogenannten Mutationen von *O. Lamarckiana* entweder einer unregelmässigen Chromosomenverteilung ²⁾ — von der weiter unten die Rede sein wird — oder einem ausnahmsweisen Chromosomenaustausch zwischen den *velans*- und *gaudens*-Gameten, die in der Regel ihre Individualität beibehalten, zuzuschreiben ist, oder möglicherweise einem crossing-over zwischen einem *velans*- und einem *gaudens*-Chromosom.

Nicht-Mendelsche Bastardierung zwischen zwei Gameten mit einer ungleichen Chromosomenzahl.

Der erstentdeckte hierher gehörige Fall war der von *Drosera obovata*, eines allgemein über Europa verbreitet vorkommenden Bastards zwischen *Drosera longifolia* und *D. rotundifolia*. ROSENBERG konnte zeigen, dass *longifolia* haploid 20 Chromosomen aufweist, *rotundifolia* dagegen nur 10, und der Bastard 30. In den Pollenmutterzellen des Bastards wurden 10 Chromosomenpaare und 10 unpaarige Chromosomen gefunden, sodass allem Anschein nach, sämtliche *rotundifolia*-Chromo-

¹⁾ CLELAND R. E. Chromosome arrangements during meiosis in certain *Oenothera*'s. American Naturalist, 1923, p. 562—66.

²⁾ Chromosomen-aberration ist für solche Fälle ein guter Ausdruck.

somen sich mit 10 *longifolia*-Chromosomen gepaart hatten, während die übrigen 10 *longifolia*-Chromosomen ungepaart blieben.

Während der Reduktionsteilung wurden die gepaarten Chromosomen regelmässig über die Töchterkerne verteilt, die unpaarigen wurden hingegen nach den Zufallsgesetzen verteilt. Jeder Tochterkern erhielt daher 10 von den Paaren herkömmliche Chromosomen und eine wechselnde Anzahl unpaariger Chromosomen. Einige der letzteren wurden hin und wieder in das Protoplasma ausgestossen, wo sie Mikronuklei bildeten. In der homotypischen Teilung teilten sich sämtliche Chromosomen durch Längsspaltung und wieder wurden einige ausgestossen, die ebenfalls Mikronuklei bildeten. Es gelang nie die Ausbildung fertilen Pollens zu beobachten; dagegen wurden fertile Eizellen gebildet, welche nach Rückkreuzung mit *D. longifolia* Embryonen ausbildeten, die sich jedoch nicht bis zur Reife entwickelten, sodass gute Samen nicht erhalten wurden.

Ausnahmen scheinen jedoch vorzukommen. Als ich in den schweizer Herbarien die Hybriden studierte, fand ich Spezimina, welche von SCHRÖTER in der Nähe von Zürich (Katzensee) am 13ten Juli 1891, vor der Blüte gesammelt worden waren und welche dieser darauf in *Sphagnum* kultivierte hatte, wonach sie *normalen* Pollen ausbildeten. Ueberdies sind Spezimina, welche im Fallenmoos, unweit Escholzmatt gesammelt wurden, offenbar Spaltungsprodukte, die der *D. longifolia* sehr nahe kommen, während SCHRÖTER, im Jahre 1894, Exemplare des Bastards sammelte, in der Nähe von Schuffheim, wo *rotundifolia* überhaupt nicht vorkommt. Ebenfalls sind sie von BUEL im Jahre 1919 unweit Hombrechtikon gesammelt worden, wo sie in regelrechten Assoziationen in grosser Anzahl vorkommen, während die Eltern nur zerstreut sich vorfinden; eines der sechs im Herbarium aufbewahrten Exemplare ist ebenfalls offenbar wieder ein Spaltungsprodukt, das der *Drosera longifolia* sehr nahesteht. Wie häufig dieser Bastard *de novo* erzeugt wird oder wie sehr sie befähigt ist sich, sei es mittels einer kleinen Anzahl fertiler Exemplare, zu erhalten, geht wohl hervor aus dem Umstand, dass die Angaben über am Katzensee unweit Zürich gesammelte Exemplare bis 1841 zurückgehen und dass ich den Bastard im Juni 1924, d. h. also 83 Jahre später, da noch (oder wieder) antraf.

Dass allgemein als gute Species angesehene Formen in dieser Weise entstehen können wurde, ebenfalls von ROSENBERG, zuerst an *Hiera-*

cium excellens nachgewiesen. In der Metaphase dieser Form, deren Bastardnatur sogar nie vermutet worden war bevor ROSENBERG dieselbe ans Licht brachte, fand er 18 Chromosomenpaare und 6 unpaarige Chromosomen, also genau die gleiche Anordnung wie in *Drosera obovata* nachweislich durch Bastardierung hervorgerufen worden war. Auf diese sehr bemerkenswerte Beobachtung, die Entdeckung der Bastardnatur einer als gute Art angesehenen Form durch zytologische Untersuchung, folgte die erstaunliche Entdeckung TÄCKHOLMS, dass fast sämtliche wilden Rosen Europas, Nord-Afrikas und West-Asiens, deren Bastardnatur nie vermutet worden war, Bastarde sind, mit gepaarten und unpaarigen Chromosomen, und zwar, dass aller Wahrscheinlichkeit nach, die Mehrzahl der Individuen F_1 Bastarde sind, welche sich seit ihrer Entstehung, vielleicht vor Jahrtausenden, durch Apomixis erhalten haben. Einige derselben sind aber wahrscheinlich Spaltungsprodukte von F_2 oder weiteren Generationen.

Während die bis jetzt gegebenen Beispiele zeigen, dass Bastarde zwischen Gameten mit ungleicher Chromosomenzahl sich durch Apomixis behaupten können oder gelegentlich auch einige wenige normale Gameten erzeugen, so zeigte LJUNGDAHL im Falle der Kreuzung von *Papaver nudicaule* mit *Papaver striatocarpum*, dass Bastarde zwischen Formen, die sehr verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen — *P. nudicaule* hat haploid 7, *P. striatocarpum* 35 Chromosomen — hochgradig fertil sein können.

Das merkwürdigste Ergebnis war, dass es in diesem Falle keine unpaarigen Chromosomen gab, sondern dass die 42 Chromosomen des Bastards im Stande waren sich zu 21 Paaren anzuordnen, sodass die Reduktionsteilung völlig normal verlief, wobei jede Gamete 21 Chromosomen erhielt. Folglich müssen sich Chromosomen, die einer Gamete zugehörten, gepaart haben. Da wir wissen, dass 7 die Grundzahl der Chromosomen im Genus *Papaver* darstellt, haben wir keinen Grund anzunehmen, dass es unter den 7 *nudicaule*-Chromosomen homologe gibt; folglich werden diese 7 sich mit 7 *striatocarpum*-Chromosomen gepaart haben und müssen die übrigen 28 untereinander 14 Paare gebildet haben. Weil die Pollenkerne 21 Chromosomen enthielten muss fast jeder derselben neben einer Anzahl *striatocarpum*-Chromosomen eine grössere oder kleinere Anzahl *nudicaule*-Chromosomen aufgewiesen haben und da in F_2 die Reduktionsteilung ebenfalls normal ist, können sie diese letzteren nie ausstossen.

Wir können daraus folgern, dass der Chromosomensatz einer einzelnen Gamete von einer Kreuzung zwischen zwei verschiedenen sogenannten Arten herrühren kann. *Eine haploide Gamete kann somit selber Bastardnatur haben indem sie ihre Chromosomen zum Teil von der einen sogenannten Art, zum Teil von einer andern erhalten hat.*

Dieses hat die grösste Bedeutung hinsichtlich der Untersuchung von Formen, in deren Gameten wir Chromosomen von verschiedener Gestalt antreffen, weil diese Tatsache die Vermutung nahe legt dass diese Chromosome verschiedener Herkunft sind.

Wie dem auch sein mag, eine Tatsache steht fest: das Beispiel der oben citierten *Papaver*-Bastarde beweist, dass wir sogar innerhalb der Gamete, den Einfluss der Bastardierung nicht entgehen können, weil ja der haploide Chromosomensatz Elemente verschiedener Herkunft enthalten kann.

Sub-haploide Bastardierung

Wir haben soeben im Falle der *Papaver*-Bastardierung ein Beispiel von sub-haploider Bastardierung gesehen; wir kreuzten dort nur Teile von Gameten, indem eine grössere oder kleinere Anzahl von Chromosomen der einen Gamete in die andere eintrat. In diesem Falle erreichten wir dieses, indem wir den Pollen der einen Species auf die Narbe einer andern brachten. Das ist aber keineswegs notwendig; sub-haploide Bastardierung findet auch statt, wenn wir z. B. *Oenothera Lamarckiana* selbst. Während der Meiosis dieses eigentümlichen Bastardes findet eine unregelmässige Chromosomenverteilung statt, der zur Folge haben kann, dass ein Chromosom der einen Gamete in die andere aufgenommen wird. In dieser Weise entstehen zwei Gameten, die eine verschiedene Anzahl von Chromosomen führen, die eine 6, die andere 8 statt der üblichen Siebenzahl. Diese werden, nach dem üblichen Verlauf des Befruchtungsvorganges, von nicht veränderten 7-chromosomigen Gameten befruchtet werden, so dass wir erwarten könnten zwei Kategorien zu erhalten, die eine mit 13, die andere mit 15 Chromosomen. Offenbar sind die Formen mit 13 Chromosomen aber nicht lebensfähig — solche hat man wenigstens bis jetzt nicht aufgefunden — dagegen sind mehrere mit 15 Chromosomen wohl lebensfähig und eine derselben ist *O. lata*, die von DE VRIES als Mutante beschrieben worden ist.

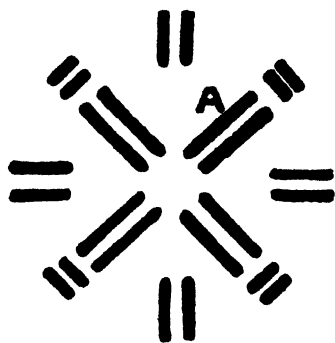
Wenn wir uns nun vorstellen, dass *O. lata* ihre Entstehung der Ver-

einigung einer normalen *velans*-Gamete mit einer solchen, die ein *gaudens*-Chromosom einverleibt hat, verdankt, so würden wir, falls wir nur wüssten wie eine *velans-velans*-Kombination aussieht, bestimmen können, welche Veränderungen die Hinzufügung dieses einzelnen *gaudens*-Chromosomes bewirkt hat.

BLAKESLEE hat nun tatsächlich bei *Datura Stramonium* entsprechende Erscheinungen studiert.

Datura Stramonium wird, gerade so wie gewisse Oenotheren, als Ruderalpflanze in verschiedenen Teilen der Welt, nirgends aber wirklich wildwachsend, gefunden, sodass sein Ursprung fast ebenso unbekannt ist, wie der von *O. Lamarckiana*. Es wird behauptet, dass es bereits im 16ten Jahrhundert aus den Gegenden um das Kaspische Meer herum zu uns gekommen ist; ob es dort wirklich wild wuchs habe ich nicht erfahren können.

Die Chromosomen von *Datura* sind, ebenso wie diejenigen von *Drosophila*, von verschiedener Grösse, sodass sie wahrscheinlich auch von verschiedener Herkunft sind. In der diploiden Phase sind die Chromosomen in 12 Sätzen angeordnet — in einer „normalen“ *Datura* besteht jeder Satz aus zwei Chromosomen — sodass wir den Chromosomenbestand einer Körperzelle durch nebenstehendes Diagramm vorstellen können.



Mehrere Veränderungen in dem Chromosomenbestand sind beobachtet worden; wir werden uns für den Augenblick auf diejenige beschränken, die durch sub-haploide Bastardierung, verursacht durch die infolge ungleicher Chromosomenverteilung erfolgte Aufnahme eines oder mehrerer Chromosomen der einen Gamete in die andere, hervorgegangen sind.

Diesen Vorgang könnte man, weil er hier nach Selbstbefruchtung stattfindet, auch interne Bastardierung nennen. Das Resultat dieses Vorganges wird z. B. sein, dass eine Pflanze mit einem Chromosome mehr oder weniger als die normale Anzahl, z. B. im Satze, der im Diagramm mit A bezeichnet ist, hervorgeht. Solche Pflanzen können somit, soweit es den A-Satz betrifft, in folgender Weise vorgestellt werden:



Die A_1 -Pflanze hätte 23 Chromosomen, weil sie aus der Vereinigung einer Gamete, die vor der Befruchtung eines ihrer Chromosomen verloren hat, mit einer normalen Gamete hervorgegangen wäre, und die A_2 -Pflanze 25 Chromosomen, weil eine Gamete, der das Chromosom ihrer Teilungsschwester einverleibt wurde, sich mit einer normalen Gamete vereinigt hätte. Wir können natürlich die erstere Pflanze durch die Formel $2n-1$ andeuten, die letztere durch $2n+1$. Ähnliche Fälle ergeben sich natürlich wenn neue Pflanzen entstehen, die statt eines Chromosomes zwei oder drei solcher mehr oder weniger als die normale Anzahl aufweisen, nur mit dem Unterschiede, dass die Gameten, die ihrem Partner mehr als ein Chromosom abgeben, anscheinend nicht lebensfähig sind.

Alle diese Fälle kennzeichnen sich durch die Tatsache, dass die sich vereinigenden Gameten ungleiche Chromosomenzahlen aufweisen und die aus solcher Vereinigung hervorgehenden Pflanzen deshalb nicht rein züchten können. BLAKESLEE nannte sie *nicht-balancierte Typen*. Ich möchte über diese Erscheinung etwas ausführlicher sein. Fangen wir an mit den Pflanzen, denen ein Chromosom fehlt. Wenn wir die Sätze von 1 bis 12 numerieren, so ist es klar, dass jedem einzelnen Satze gelegentlich ein Chromosom fehlen könnte, und da nachgewiesen worden ist, dass jeder einzelne Satz in eigener Weise das Resultat beeinflusst, oder wie man es üblicherweise ausdrückt, dass jeder der Sätze Träger verschiedener Erbqualitäten ist, so ist es klar, dass verschiedene Veränderungen auftreten können, welche abhängig sind von dem jeweiligen Satze, in dem ein Chromosom fehlt. Bis jetzt ist aber nur einer der 12 theoretisch möglichen Fälle aufgefunden worden. Dieser Pflanze kommt natürlich die Formel $2n-1$ zu.

Ebenfalls können Formen entstehen, denen die Formel $2n+1$ zukommt, in denen also ein Satz ein Chromosom mehr aufweist als alle übrigen. Hier sind ebenfalls 12 verschiedene Fälle möglich und sämtliche 12 sind tatsächlich gefunden worden. Jede dieser Formen verdankt folglich ihre unterscheidenden Merkmale der Tatsache, dass das überzählige Chromosom, das die eine Gamete von ihrem Teilungs-

partner erhielt, in jedem einzelnen Falle einem verschiedenem Satze angehörte. Diese Typen sind am leichtesten an ihren Fruchtkapseln zu unterscheiden und BLAKESLEE, nannte dieselben: Globe, Poinsettia, Cocklebur, u. s. w., so dass wir auch vom Globe-, Poinsettia-, Cocklebur-Chromosome reden können, statt dieselben zu numerieren. Das ist sogar dann vorteilhaft wenn die abweichenden diploiden Formen nicht $2n + 1 = 25$, sondern $2n + 2 = 26$ Chromosomen aufweisen, weil die beiden überzähligen Chromosomen entweder dem gleichen Satze oder zwei verschiedenen Sätzen zugefügt sein können. Diese Unterschiede können wir aber ebenfalls in der oben angewendeten Weise zum Ausdruck bringen, indem wir die Formel $2n + 2$ auf diejenige Fälle anwenden, in denen die beiden überzähligen Chromosomen dem gleichen Satze zugefügt sind, die Formel $2n + 1 + 1$ dagegen falls dieselben über zwei verschiedene Sätze verteilt sind.

Die folgende Tabelle gibt eine Uebersicht über die Möglichkeiten, so weit die Zahl der Extra-Chromosomen 1, 2 oder 3 beträgt.

	Anzahl der tatsächlich aufgefundenen Formen:	Anzahl der theoretisch möglichen Formen:
$2n + 1$	12	12
$2n + 2$	1	12
$2n - 1$	1	12
$2n + 1 + 1$	10	66
$2n + 1 + 1 + 1$. .	1	220

Die Möglichkeit einer Erscheinung, die einer solchen sub-haploiden Bastardierung vergleichbar ist, ist natürlich ebenfalls gegeben, falls triploide oder tetraploide Formen — wovon unten ausführlicher die Rede sein wird — entstehen und die Zahl der möglichen Abänderungen ist in diesen Fällen bedeutend grösser. BLAKESLEE hat auch eine Anzahl der hierher gehörigen Fälle aufgefunden, wie die folgende Tabelle zeigt:

	Anzahl der tatsächlich aufgefundenen Formen:	Anzahl der theoretisch möglichen Formen:
Tripliden:		
$3n + 1$	1	12
$3n - 1$	1	12
Tetrapliden:		
$4n + 1$	8	12
$4n + 2$	1	12
$4n - 1$	5	12
$4n + 1 + 1$	1	66
$4n + 1 - 1$	1	132
$4n - 1 - 1$	1	66
$4n + 1 + 1 - 1 - 1$	1	2970

Es braucht kaum bemerkt zu werden, dass viele dieser Formen in einer sehr eigentümlichen Weise aufspalten werden, und dass sich dabei Spaltungszahlen ergeben, die von den normalen Mendel'schen Verhältnissen grundsätzlich verschieden sind, was natürlich der abnormalen Chromosomenanordnung zuzuschreiben ist.

Betrachten wir nun die

Crossing-over

Crossing-over ist ein Austausch-Vorgang von Chromosomenteilen. Falls ein Chromosom — wie es tatsächlich der Fall zu sein scheint — aus einer Reihe regelmässig angeordneter Komponenten besteht, können wir die Chromosomen in folgender Weise vorstellen:

Chromosom I.	Chromosom II.
1	1
2	2
3	3
4	4
5	5

Es ist klar, dass sich, falls diese beiden Chromosomen die 3, 4, 5 nummerierten Teile austauschen, nichts geändert hat; wir haben noch immer zwei Chromosomen, welche die Anordnung 1, 2, 3, 4, 5 aufweisen.

Falls aber diese Chromosomen verschieden sind, sodass das eine die Teile 1, 2, 3, 4, 5, das ander 6, 7, 8, 9, 10 enthält,

Chromosom I.	Chromosom II.
1	6
2	7
3	8
4	9
5	10

so hat ein Austausch Erfolg — wir haben eine wirkliche Kreuzung zweier Chromosomen vor uns, denn ein Austausch der angegebenen Teile ergibt eine veränderte Zusammensetzung der Chromosomen, die nun werden:

Chromosom I.	Chromosom II.
1	6
2	7
8	3
9	4
10	5

Eine solche Konstitutionsänderung manifestiert sich natürlich erst nach Aufspaltung und kann somit leicht eine Mutation vortauschen. MORGAN weist selber auf diese Möglichkeit hin, wo er, nachdem er zugegeben hat, dass es keine Hinweise gibt auf irgend einen Zusammenhang zwischen einem besonderen Umweltseinfluss und einer bestimmten Mutation, bemerkt: „This confession of ignorance ¹⁾ as to external agents causing mutation seems to suggest that the mutation process relates to accidents in the internal processes that take place in the mechanism of cell-division or of maturation or of crossing-over“. Sogar gibt er ein Beispiel, dass eine solche Ansicht zu stützen scheint. Auf S. 29 seiner letzten Publikation ²⁾ sagt er: „The most significant contribution of STURTEVANT and MORGAN was to show that reversion of bar — a so-called mutant of the eye which is the most mutable so-called gene yet discovered in *Drosophila* — to round (the normal condition) is correlated with crossing-over, at, or very near at the bar locus“.

¹⁾ MORGAN. The genetics of *Drosophila*. Bibliographia Genetica, Vol. II, 1925, p. 5.

²⁾ Ibid., p. 29.

Super-haploide Bastardierung

Wir kommen nun zu den Fällen, in welchen Organismen mit einer höheren Chromosomenzahl als die normale diploide entstehen, die sich aber selbstredend von den soeben behandelten Fällen nicht scharf abgrenzen lassen.

Wir haben über diesen Vorgang zur Zeit nur noch eine sehr unvollständige Detail-Kenntniss.

Wenn wir aber vorläufig die Unterscheidung zwischen Bastardierung und homozygotische Befruchtung hinter Wege lassen, ausgenommen nur solche Fälle wo Bastardierung offenbar vorliegt, so können wir uns die folgenden möglichen Ursachen einer Vergrößerung der Chromosomenzahl denken:

1. durch offenbare Bastardierung,
2. durch die Verschmelzung von mehr als zwei haploiden Kernen,
3. durch den Ausfall der Reduktionsteilung,
4. durch eine Längsspaltung von Chromosomen,
5. durch eine Verschmelzung an der sich wenigstens ein diploider Kern beteiligt.

Wir haben bereits ein Beispiel der ersteren Möglichkeit, diejenige der offenbaren Bastardierung, gesehen. Sie werden sich erinnern, dass eine Kreuzung zwischen *Papaver nudicaule* mit 7 Chromosomen in seinen Fortpflanzungszellen und *P. striatocarpum* mit 35, einen Bastard erzeugte mit 42 Chromosomen, die sich in 21 Paare anordneten und eine normale Reduktionsteilung zeigten. Da die Grundzahl der Chromosomen in *Papaver* 7 ist, hat eine diploide Art wie *P. nudicaule* 14 Chromosomen in den somatischen Zellen, während unser Bastard deren 84 hat; wir haben somit eine hexaploide Form durch Bastardierung erhalten. Viele derartige Fälle sind in sehr verschiedenen Familien bekannt — z. B. in so verschiedenen wie die *Rosaceae* und die *Salicaceae*. Ein imaginärer Fall, in dem eine Vergrößerung der Chromosomenzahl durch Bastardierung veranlasst wurde, ist von WINGE in dessen Hypothese der indirecten Chromosomenbindung angeführt worden.

Nehmen wir an, dass zwei Species, jede mit zwei Chromosomen in ihren Gameten, bastardieren, so wird die Zygote in der Regel 4 Chromosomen aufweisen und bei der Reduktionsteilung wieder Gameten mit 2 Chromosomen bilden; nehmen wir dagegen an, dass diese vier Chromosomen der Zygote sich der Länge nach spalten, sodass

8 Chromosomen hervorgehen, so wird die Reduktionsteilung Gameten mit 4 Chromosomen hervorbringen, zwei von welchen von jeder der beiden Elternarten herkommen, sodass eine neue Art mit der doppelten Chromosomenzahl der ursprünglich bastardierte Eltern hervorgegangen ist. Nehmen wir weiter an, dass diese neue Species wieder mit einer Art bastardiert, die 2 Chromosomen aufweist aber von den beiden Ausgangsarten verschieden ist, so werden wir eine Zygote mit 6 Chromosomen erhalten, welche Zahl aber nach Längsspaltung bis auf 12 heranwächst, sodass bei der Reduktionsteilung 6-chromosomige Gameten der zuletzt entstandenen neuen Species hervorgehen. In dieser Weise könnten Reihen mit Chromosomenzahlen im Verhältnisse 2, 4, 6 u. s. w., wie solche unter den Species eines Genus sehr verbreitet sind, entstanden sein, aber da es noch viele andere Weisen gibt, auf die solche Reihen hervorgegangen sein können, so können wir nicht sagen, dass sie wirklich in dieser Weise entstanden sind. Zur Zeit, als WINGE diese Hypothese zur Erklärung solcher Reihen von Chromosomenzahlen darbot, lagen überhaupt keine zytologischen Hinweise auf eine derartige Entstehungsweise vor und diese fehlen auch jetzt noch für einen solchen Vorgang bei der Kreuzung von zwei Arten mit der gleichen Chromosomenzahl.

Das Prinzip aber, die Chromosomenspaltung, ist in wenigstens einem Falle bei einer Kreuzung zweier Arten mit verschiedenen Chromosomenzahlen unzweideutig nachgewiesen worden. Das zeigen die merkwürdigen Resultate welche BREMER an Bastarden des Zuckerrohrs, *Saccharum officinarum*, mit dem Glagah-gras Java's, *Saccharum spontaneum*, erzielte. Erstere Art hat 40 Chromosomen in den Eizellen, letztere 56 in ihrem Pollen, sodass man erwarten würde, dass der Bastard 96 Chromosomen aufweisen würde, während tatsächlich deren 136 gefunden wurden. Diese Tatsache erklärt sich, wenn wir annehmen, dass sämtliche *officinarum*-Chromosomen sich der Länge nach gespalten haben, sodass wir in der Zygote 80 *officinarum* Chromosomen und 56 *spontaneum*-Chromosomen erhalten, zusammen also die tatsächlich gefundene Anzahl 136. Eine mit dem vorgelassen vergleichbare Tatsache ist von CLAUSSEN nach der Bastardierung zweier Formen der LINNE'schen Species *Viola tricolor*, welche verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen, (*V. tricolor* sensu stricto hat 13, *V. arvensis* 17 Chromosomen in ihren Gameten) aufgedeckt worden; da es aber in diesem Falle Komplikationen gibt, ist der *Saccharum*-Fall zur Zeit derjenige,

welcher der Hypothese WINGE's am nächsten entspricht. In Bezug auf die zweite Möglichkeit, Zuwachs der Chromosomenzahl durch die Verschmelzung von mehr als zwei haploiden Kernen, soll zunächst erörtert werden ob diese als Bastardierung aufzufassen ist oder nicht.

Der allgemeinste Fall ist natürlich die Endospermibildung, bei der die beiden Polkernen und der Spermakern sich vereinigen, und ein triploides Endosperm gebildet wird. Da aber kein einziger Fall bekannt ist, in dem aus einem Endosperm eine neue Pflanze hervorging, brauchen wir auf diesen Vorgang hier nicht näher einzugehen. Anders liegt der 1918 von ISHIKAWA in den *Annals of Botany* beschriebene Fall, in dem er beobachtete, dass eine *Oenothera*-Eizelle sich mit zwei Sperma-Kernen vereinigte. Indem, wie wir gesehen haben, in *Oenothera* die Verschmelzung einer Eizelle mit einem Sperma-Kern bereits Bastardierung darstellt, ist dieser Fall a fortiori als Bastardierung zu betrachten.

Die dritte Möglichkeit, der Ausfall der Reduktionsteilung hat an sich kein Interesse, weil sich dabei, es sei der Organismus ein Bastard oder nicht, nichts neues ergibt — es entsteht eine reproduktionsfähige somatische Zelle, also eine diploide „Gamete“. Falls diese diploide „Gamete“ sich mit einer andern in derselben Weise entstandenen vereinigt, erhalten wir zwar eine tetraploide Form, die aber ebensowenig etwas grundsätzlich Neues enthält, weil sie sich nur quantitativ von der diploiden Pflanze, in der die Reduktionsteilung ausgefallen war, unterscheidet. Die Existenz verschiedener Species mit der doppelten Chromosomenanzahl lässt sich daher nicht auf diese Weise erklären aber muss, wie wir bereits gesehen haben, durch Bastardierung erklärt werden. Der Fall liegt aber anders wenn die diploide Gamete, entstanden durch das Ausbleiben der Reduktionsteilung oder — um gleich die vierte Möglichkeit mit in die Besprechung zu beziehen — entstanden durch Längsspaltung der Chromosomen, sich mit einer haploiden Gamete vereinigt. Wir erhalten sodann einen Fall von aufgeschobener Bastardierung, weil Triploiden nicht stabil sind, sondern Gameten mit verschiedenen Chromosomenzahlen ausbilden. Einen solchen Fall könnte man subpolyploide Bastardierung nennen — d. h. Bastardierung von Gametenteilen, wobei eine Gamete, wie in Fällen subhaploider Bastardierung, ein oder mehrere Chromosomen der andern Gamete erhält.

Der zuletzt genannte Fall, die Verschmelzung zweier diploiden Gameten, haben wir bereits besprochen. Wir sahen, dass dieselbe

nichts prinzipiell Neues ergeben kann und ich möchte nur hinzufügen, dass dieser Vorgang nicht nur stattfindet wenn durch Ausbleiben der Reduktionsteilung diploide Gameten gebildet werden, sondern dass es sich auch ereignen kann, dass, nach Verwundung, zwei vegetative Kerne mit einander verschmelzen und so tetraploiden Pflanzen das Dasein geben. Solche Fälle sind von WINKLER in seinen Experimenten mit Chimaeren beschrieben worden.

Wir haben somit gesehen, dass Bastardierung viel allgemeiner ist als erwartet wurde — sogar viel allgemeiner als ich, zur Zeit als ich es wagte die Kreuzungstheorie als Evolutionsprinzip anzubieten, selber gedacht hatte; damals träumte mir, z. B., noch nicht von Hutzpilzbastarden, deren Existenz jetzt festgestellt ist und die man zweifellos immer mehr und mehr entdecken wird. Es gibt z. Zt. gar keine Stützen für die progressive Mutation im DE VRIES'schen Sinne, und auch für die degressive und retrogressive Mutationen in einem, dem de VRIES'schen ähnlichen, Sinne sind die Stützen schwach. Die von MORGAN und BAUR beschriebenen diesbezüglichen Erscheinungen können wir weit besser als Alterationen bezeichnen und die Ursache derselben ist, aller Wahrscheinlichkeit nach, eine Einwirkung *nicht* gleichartiger Gameten auf einander — mit andren Worten, Bastardierung. Ausserdem hoffe ich in der nächsten Vorlesung zu zeigen, dass ein solcher Mutationsvorgang, sogar falls er existierte, doch keine grosse Bedeutung in der Evolution haben könnte. Wir haben weiter gesehen, dass Polyploidie durch Bastardierung entstehen kann und dass sie, in den wenigen möglichen Fällen, in denen sie ohne Bastardierung hervorgehen kann, nichts prinzipiell Neues hervorzubringen vermag.

Eine Gruppe von Erscheinungen bleibt uns aber noch zur Besprechung übrig, die sogenannten

Knospenmutationen

Knospenmutationen — Nektarinen an Pfirsichbäumen, Moosrosen an gewöhnlichen Rosensträuchern, um zwei Beispiele an DARWIN zu entnehmen, sind — wie wir in den meisten Fällen wissen — lediglich Rückschläge zu den beiden Komponenten einer Chimaere, wie z. B. *Cytisus Adami* das eine Mal nach *Cytisus Laburnum*, das andere Mal nach *Cytisus purpureus*, aus deren rein vegetativer Vereinigung *C. Adami* hervorging, zurückschlägt.

Dass chimaeren-artige Erscheinungen auch bei Pflanzen vorkommen, die nicht aus der vegetativen Vereinigung zweier Individuen hervorgegangen sind, ist bereits lange bekannt und wurde von einigen Forschern einer Gen-„Mutation“ zugeschrieben, von den meisten aber als ein Hinweis auf die Möglichkeit vegetativer Spaltung angesehen.

BLAKESLEE hat zeigen können, dass in *Datura Stramonium* Chimären, entstanden durch Änderungen in der somatischen Chromosomenzahl, zur Entstehung von sogenannten Knospenvariationen Anlass geben, sodass er von „Chromosomal Chimeras“ von *Datura* spricht.

Bis jetzt hat er mit Gewissheit die folgenden Fälle nachweisen können:

1. Chimaeren mit Verlust von Chromosomen.

Im Sommer 1922 wurden, in verschiedenen Linien, zwei Pflanzen aufgefunden, jede mit einem Zweig, der geringfügige Abweichungen vom normalen Typus aufwies. Der Pollen dieser beiden abnormalen Zweigen hatte weit mehr als 50 % taube Körner. Chromosomenzählungen in den sich teilenden Pollenmutterzellen ergaben das Fehlen eines der grössten Chromosomen, das nachweislich das Extra-Chromosom in BLAKESLEE's als „Rolled“ bekannte ($2n + 1$) Alteration war.

Die Nachkommenschaft dieser ($2n - 1$) Zweige wies keine Individuen des Elterntypus auf, was wohl darauf hinweist, dass Gameten, welchen das „Rolled“-Chromosom abgeht selten oder nie funktionsfähig sind.

Im Sommer 1923 wurde ein einziges Individuum aufgefunden mit einem Zweig, der den obenbeschriebenen Chimaeren in Erscheinung und Pollenabortion ähnlich war, aber das Misslingen von Pfropfungen verhinderte die Bestimmung der Chromosomenzahl. Da die Zählung der Chromosomen in den Pollenmutterzellen nur Aufschluss ueber die cytologischen Verhältnisse im subepidermalen Gewebe gibt, ist es möglich, dass diese Sektorialchimaeren zu gleicher Zeit Periklinalchimaeren waren, deren epidermales Gewebe eine abweichende Chromosomenzahl aufweisen könnte. Dass dieses in der Tat der Fall gewesen sein mag, darauf weist die Tatsache hin, dass eine einzelne Pflanze gefunden wurde, die gänzlich abnorm war, und verschieden von den ($2n - 1$)-Zweigen, die vorher untersucht worden waren, aber der doch nachweislich ebenfalls eines der „Rolled“-Chromosomen fehlte.

2. Chimaeren mit überzähligen Chromosomen.

Eine im Uebrigen normale Pflanze ist aufgefunden worden, welche

einen Zweig aufwies, welcher der $(2n + 1)$ Globe Alteration ähnlich sah. Chromosomenzählungen waren zur Zeit der Veröffentlichung (Juli 1924) noch nicht ausgeführt, aber die Nachkommenschaft der abnormalen Zweigen wies einen Prozentsatz von Globe-Sämlingen auf, wie dieser aus Globe-Eltern zu erwarten ist. Es ist daher äusserst wahrscheinlich, dass das subepidermale Gewebe des abweichenden Zweiges der Chimaere $2n + 1$ war, mit dem Extra-Chromosome im Globe-Satz. Es ist aber wahrscheinlich, dass das epidermale Gewebe eine andere Chromosomen-Konstitution hatte, weil weder die Blätter noch die Früchte des abnormalen Zweiges vollständig die typischen Globe-Charaktere aufwiesen.

3. Chimaeren mit der doppelten Chromosomenzahl.

Verschiedene Fälle sind aufgefunden worden, hauptsächlich nach Kältebehandlung, in denen ein einzelner Zweig an einer sonst normalen $2n$ -Pflanze Übereinstimmungen mit einer Tetraploiden aufwies. Wachstum und Knospenbildung waren in diesen Fällen sehr zurückgestellt, aber diese abnormalen Zweige zeigten sich $4n$ im Fortpflanzungsgewebe sowohl durch die Grösse der Pollenkörner als durch die tetraploiden Nachkommen, welche sie im Gegensatz zu den $2n$ -Nachkommen der normalen Zweige, hervorbrachten.

4. Sonstige Fälle.

Andere und vielleicht kompliziertere Chimaeren, welche vielleicht ihren Grund in Unterschiede in der Chromosomenzahl haben, werden noch untersucht. Jedenfalls können wir aber mit BLAKESLEE folgern: „The evidence already obtained is sufficient to indicate that chromosomal aberrations may be an important cause in the production of bud sports“. Ich möchte nur hinzufügen, dass die besprochenen $(2n + 1)$ - und $(2n - 1)$ -Fälle selbstredend der subhaploiden Bastardierung zuzuschreiben sind, und dass die Tetraploiden lediglich quantitativ von den diploiden Pflanzen abweichen.

Sehen wir nun, was alles dieses für die Evolution bedeutet. Im allgemeinen ist man darüber einig, dass die Existenz eines der de VRIES'schen progressiven Mutation ähnlichen Vorganges nicht nachgewiesen werden konnte. Auf der andren Seite behauptet sowohl MORGAN als BAUR, dass Aenderungen in den Genen vorkommen, welche gewissermassen den de VRIES'schen degressiven und retrogressiven Mutationen vergleichbar sind, deren Ursache aber zugegebenermassen unbekannt ist. Ich bin der Meinung, dass diese Alterationen, wie ich dieselben zu

nennen bezorzuge, ebenfalls durch Bastardierung verursacht werden.

Wie dem auch sei, die einzige Ursache von Veränderungen, welche endgültig festgestellt worden ist, ist Bastardierung. Wir werden daher in der nächsten Vorlesung nachgehen, inwieweit Bastardierung als Evolutionsprinzip Geltung hat und auch ob solchen Alterationen als BAUR und MORGAN für Gen-Mutationen halten — d. h. Veränderungen eines Gens —, sogar falls sie beständen, eine wichtige Bedeutung für die Evolution zukommen könnte.

DRITTE VORLESUNG

Die Rolle der Bastardierung in der Evolution

Wir haben in den vorigen Vorlesungen gesehen, dass die Existenz eines Mutationsvorganges nicht nachgewiesen worden ist; dass EMERSON angibt, dass er in seinen ausführlichen Untersuchungen an *Zea mais* nie einen Vorgang beobachtet hat, der als eine Mutation innerhalb einer Gamete erklärt werden könnte; dass MORGAN zugibt, dass die Vorgänge in seinen *Drosophila*-Kulturen, die er mit dem Namen Mutation andeutete, vielleicht lediglich auf Unregelmässigkeiten im Mechanismus der Gen-Verteilung über die Gameten zurückzuführen sind; dass BLAKESLEE feststellt, dass er in seinen nicht weniger tiefgehenden Versuchen an *Datura* nie eine abweichende Form beobachtet hat, die durch die Annahme erklärt werden könnte, dass sie sich in einem einzigen Gene von der Elternform, die sie hervorgebracht hatte, unterscheidet. Ich kann jetzt noch hinzufügen, dass FRITZ VON WETTSTEIN bei der Besprechung der Resultate seiner glänzenden Versuche an Moosen, unzweideutig feststellte, dass er nie etwas beobachtet hat, das durch die Annahme sogar nur einer Aenderung in einem Gene erklärt werden könnte. BAUR hat aber neuerdings andere Ansichten geäussert, welche wir jetzt etwas genauer besprechen werden. BAUR beschreibt eine grosse Anzahl mutmasslicher Faktorenänderungen für *Antirrhinum majus*, und er nennt dieselben Mutationen. Es ist nicht möglich über diese Arbeit, die den vierten Band der Bibliotheca Genetica ausfüllt, in Einzelheiten zu treten, sodass ich meine Bemerkungen auf einige augenfällige Punkte beschränken muss. An erster Stelle fällt das Fehlen jeglicher zytologischer Kontrollversuche auf, was um so bedauerlicher ist, weil BLAKESLEE, wie wir gesehen haben, für *Datura* gezeigt hat, dass viele der in Kulturversuchen mit dieser Pflanze auftretenden Alterationen nicht irgend einem Mu-

tationsvorgänge, sondern einer unregelmässigen Chromosomenverteilung zuzuschreiben sind. Dieses Fehlen von zytologischen Belegen macht sich am meisten fühlbar, wenn BAUR sektorale Mutationen seiner *Antirrhina* beschreibt, weil BLAKESLEE uns ja gezeigt hat, dass in *Datura* Chromosomen-chimaeren bestehen — d. h., Individuen, die in verschiedenen Teilen ihres Körpers, und zwar entweder in verschiedenen Sektoren oder in verschiedenen periklinen Schichten, verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen.

Diese Kritik bezieht sich aber nur auf einen Teil der von BAUR beschriebenen Mutationen; auch ich bin der Ansicht, dass eine Anzahl der von ihm als Mutationen beschriebenen Veränderungen nicht durch die Annahme einer unregelmässigen Chromosomenverteilung erklärt werden können.

Wir müssen uns nun aber erst klar darüber sein wie man — wie auch BAUR — versucht Mutationen aufzudecken.

Man geht in folgender Weise vor. Man glaubt in einem bestimmten Falle, durch Bastard-analyse nachgewiesen zu haben, dass das in Rede stehende Individuum, das in vielen andren Hinsichten heterozygot sein kann und das ja gewiss auch ist, einen bestimmten Faktor, sagen wir A , in doppelter Dosis enthält — m. a. W., dass der Organismus hinsichtlich dieses Faktors homozygot ist. Wir versuchen dann dieses Ergebnis der Mendel-analyse noch weiter zu bestätigen durch die Selbstbefruchtung eines solchen Individuums und falls wir Konstanz hinsichtlich des Merkmals, das wir vom Faktor A gebildet glauben, beobachten, schliessen wir, dass es wirklich homozygot ist in Bezug auf diesen Faktor A .

Wir wiederholen nun das Experiment, und beobachten, dass ein Individuum unter den erhaltenen Kindern, oder vielleicht eines unter den Enkeln oder unter den Urenkeln, was nur abhängt vom Augenblicke in dem wir das Experiment wiederholten, nach Selbstung nicht konstant ist, sondern dass es unter seinen Nachkommen Individuen gibt, die nach Rückkreuzung mit ihren Eltern sich verhalten wie es Individuen tun, denen wir die Formel Aa zuschreiben.

Man sagt sodann, dass der Faktor A in a mutiert hat. Ist diese Interpretierung aber richtig? Meiner Meinung nach nicht, weil die Wiederholung des Selbstungsexperimentes tatsächlich nur gezeigt hat, dass die Pflanzen, denen wir die Formel AA zugeschrieben hatten *nicht immer* konstant sind.

Dieses kann verschiedene Gründe haben: wir können abweichende Individuen in unserem ersten Experimente übersehen haben und daher gemeint haben, dass die Nachkommenschaft homogen sei, während dieselbe tatsächlich heterogen war. BAUR selber sagt, dass er zweifellos in früheren Experimenten solche geringfügige Abweichungen, die er jetzt unterscheiden kann und als Mutationen beschreibt, übersehen hat. MORGAN versicherte mir, dass er sogar jetzt, nachdem er so viele Generationen von *Drosophila* gesehen hat, noch Alterationen, die er Mutationen nennt, findet, die er bisher nicht bemerkte. Es ist dies eine uns allen bekannte Tatsache: eine genaue Bekanntschaft mit irgend einer Gruppe von Organismen setzt uns in den Stand immer mehr Unterschiede zu sehen; jeder unserer erkennt seine Bekannten als verschiedene Personen; der Schafhirt allein kann die Individuen seiner Schafherde unterscheiden, während dieselben uns alle gleich zu sein scheinen. Folglich mag die Tatsache, dass man allmählich mehr und mehr Unterschiede innerhalb seines Materiales zu unterscheiden lernt, eine Ursache ernster Fehler sein, wenn wir einer geringfügigen Abweichung einen mutativen Ursprung zuschreiben. Es gibt aber auch andere Fehlerquellen; der Schluss, dass der Faktor mutiert hat, stützt sich auf die Annahme, dass der Faktor völlig konstant war bevor er sich durch einen Mutationsvorgang änderte. Es wäre jedoch möglich, dass er sich immer in einem labilen Zustand befand, der sich in einem verschiedenen Betragen zu verschiedenen Zeiten äussert, indem er einmal einen Effekt verursacht wie wir der Wirkung des Faktors *A*, das andere Mal einen Effekt, wie wir dem Faktor *a* zuschreiben. Derartige Fälle sogenannter „Reversion“ von Mutationen sind bereits von MORGAN für *Drosophila*, von IKENO für *Plantago* beschrieben worden. Nun hat auch BAUR nachweisen können, dass in gewissen Fällen Faktoren, oder — wie er sich, vielleicht genauer, ausdrückt — Chromomere eine gewisse labile Oscillation zeigen, und er fügt hinzu: „Dieses mag manchen, die von der Stabilität der Faktoren überzeugt waren einen gradezu heretischen Schluss erscheinen, er ist jedoch gerechtfertigt.“ Falls das so ist, wird die Demonstration von Mutationen noch schwerer als bereits der Fall war, weil eine Veränderung eines Faktors an sich keine Mutation ist, sondern nur eine Veränderung, die nicht durch Kreuzung — in andern Worten, nicht durch einen heterozygotischen Zustand des Versuchsmateriales erzeugt worden sein kann. In dieser Hinsicht scheint mir eines der Ergebnisse BAURS gerade von

hervorragender Bedeutung. Er sagt selber, dass er in Individuen, welche für den Faktor *G* homozygot waren, *nie* Mutation des Faktors *G* in *g* hat beobachten können, während er dagegen in Pflanzen, die bezüglich *G* heterozygot waren, *wiederholt* die Veränderung dieses Faktors in *g* beobachtete und er verfolgt selber: „Folglich muss die sehr häufige Mutation in einem *Gg*-Individuum von *G* in *g* in irgend einer Weise von seinem heterozygoten Zustand bedingt sein.“ Das ist grade meine Ansicht: Ohne eine Veränderung von Faktoren würde Evolution unmöglich sein. Wenn man solche Veränderungen à tout prix Mutationen nennen will — eine unrichtige Anwendung dieser Bezeichnung — wird der Meinungsunterschied zurückgeführt auf die Frage ob Mutationen anscheinend ohne irgend eine Ursache oder infolge Kreuzung auftreten, und meiner Meinung nach bleibt die letztere Ansicht die logischste der beiden. Wenn wir im Auge behalten, wie ausserordentlich schwierig es ist absolut homozygotisches Material zu erhalten, so scheint mir, dass es, wo BAUR selber zeigt, dass gewisse Veränderungen auf einem heterozygotischen Zustand, auf Bastardierung also, beruhen, höchst wahrscheinlich ist, dass die von ihm an anscheinend homozygotischem Material nachgewiesenen Veränderungen, lediglich darauf zurückzuführen sind, dass er sein Material irrtümlich homozygot glaubte. Damit im Einklang ist, meiner Meinung nach, die Tatsache, dass sowohl BAUR wie MORGAN glauben mehrere verschiedene sogenannte Mutationen in ein und demselben Chromomere gefunden zu haben, so dass BAUR sogar gezwungen war anzunehmen, dass die Ausbildung der verschiedenen typen von Buntblättrigkeit bei seinen *Antirrhina* von demselben, nur jedesmal in verschiedener Weise mutierten, Chromomere bedingt wäre.

Für mich bleibt Mutation ohne nachweisliche Ursache lediglich ein Wort — und zugegebenerweise ist nie eine Ursache nachgewiesen worden — weil die Bezeichnung Mutation in sich schliesst, dass ein Chromomer während einer grossen Anzahl von Generationen unverändert bleiben kann und dann plötzlich mutationsfähig wird. Für eine solche Veränderung *muss* es eine Ursache geben und Bastardierung ist anscheinend die plausibelste weil nachweislich Bastardierung tatsächlich Veränderungen hervorruft.

Wir *wissen*, dass wenn eine Frau mit blauen Augen sich mit einem Manne mit braunen Augen und homozygot für dieses Merkmal, verheiratet, ihre Kinder braune Augen haben werden; die Mutations-

hypothese nimmt dagegen an, dass sie auch Kinder mit braunen Augen gebären könnte, falls sie einen Mann mit einer der ihrigen vollständig gleichen Konstitution heiratete und überdies, dass der derart veränderte Faktor während einer grossen Anzahl von Generationen konstant bleiben kann. Das scheint mir Zauberei.

Weil BAUR meint, dass jener Teil seines Materiales, in welchem er seine sogenannten Mutationen beobachtete, homozygot sei, schliesst er, dass reine Linien ebenfalls im Stande seien zu mutieren. Obgleich ich, wie in der vorigen Vorlesung auseinandergesetzt wurde, die Möglichkeit einer Alteration in einer sogenannten reinen Linie zugebe, so werden wir jedoch, meiner Meinung nach, gut tun Abweichungen vom Typus in Linien, die wir rein glaubten, für Hinweise auf Unreinheit zu halten, weil wir sonst jegliches Kriterium für Reinheit oder Unreinheit einer Linie verlieren. Es bleibt noch zu bemerken, dass nach BAUR kleine Mutationen sehr häufig vorkommen sollen und dass er annimmt, dass die Unterschiede zwischen verschiedenen Species von solchen kleinen Mutationen herrühren, indem die nützlichen von ihnen, ganz im Sinne DARWIN's, sich durch natürliche Zuchtwahl akkumuliert hätten. Er wurde zu dieser Annahme gezwungen, weil er nachwies, dass die Unterschiede zwischen verschiedenen kultivierten *Antirrhinum*-typen nur von einer kleinen Anzahl verschiedener Faktoren hervorgeufen werden, während dagegen bereits die verschiedenen lokalen Rassen wilder *Antirrhina*, die einander weit ähnlicher sind als die Kultur-rassen, in einer grossen Faktorenzahl von einander verschieden sind. Auf diesen Punkt komme ich weiter unten noch zurück.

Trotzdem ich somit die von BAUR beobachteten Änderungen nicht als Mutationen bewerten kann, so wollte ich dieselben doch hier besprechen, erstens, weil sie zur Zeit zweifellos die genauesten diesbezüglichen Versuche darstellen; zweitens, weil wissenschaftlicher Anstand fordert, an erster Stelle solche Arbeiten zu erwähnen, die eine der verteidigten Auffassung entgegengesetzte Ansicht befürworten. So weit ich Gelegenheit hatte die Arbeit zu studieren, scheint mir aber, dass die Häufigkeit der von BAUR beobachteten Veränderungen aller Wahrscheinlichkeit nach einem heterozygoten Zustande seines Materiales zuzuschreiben ist und bildet sie eine willkommene Stütze für meine Ansicht, dass die Faktoren nicht unveränderliche organoide Teilchen sind, sondern gewisse Atomgruppen, welche sich durch gegenseitige chemische oder chemisch-physische Beeinflussung ändern können.

Man könnte mir vielleicht entgegenhalten, dass die Hypothese der Gen-Existenz nachweislich eine gute Arbeitshypothese ist. Ich werde der letzte sein das zu leugnen, aber das trifft auch zu für die Atom-Konzeption, zur Zeit als ich Chemie lernte, als ein rundes, festes Körnchen, während wir jetzt wissen, dass jedes Atom ein Mikrokosmos ist, selber eine Welt. Wenn wir nur bedenken, dass vor kurzem noch die Existenz von Neon, Argon, Helium, oder wie die seltenen Gase der damals bereits so oft analysierten Luft sonst heißen mögen, uns vollständig unbekannt war; wenn ich mich erinnere, dass mir gelehrt wurde, dass Helium nicht auf Erden vorkäme, während man jetzt riesige Luftschiffe damit füllt; wenn wir weiter vor Augen behalten, dass erst gestern die Radioaktivität sogar noch ausserhalb der frechsten Phantasie lag; wenn wir bedenken, wie schwierig es ist irgend eine einfache chemische Substanz — unendlich einfach im Vergleich zu der lebendigen Substanz — in einem so reinen Zustande zu erhalten, dass der Nachweis seiner Transmutation erbracht werden kann: so müssen wir erkennen wie unendlich schwierig es sein muss eine Mutation der Lebewesen nachzuweisen, vorausgesetzt, dass eine solche Mutation bestände; zur Zeit ist dies wenigstens, meiner Meinung nach, unmöglich. Es ist daher, wie mir scheint, unrichtig, mir — wie man getan hat — den Vorwurf zu machen, dass ich mich hinter die mögliche Unreinheit des gebrauchten Materiales verstecke, wenn ich die Existenz einer Mutation bestreite. Ich bestreite die Existenzmöglichkeit der Mutation ebensowenig wie die irgend sonst einer Form erblicher Variabilität — ich bestreite nur diejenigen, die behaupten, dass die Existenz erblicher Variabilität bereits nachgewiesen worden ist. Was ich verlange ist nur, dass sie mir zu meiner Befriedigung beweisen, dass ihr Ausgangsmaterial so rein war, dass darin nichts vorgehen konnte, dass einen Mutationsvorgang vortäuschen könnte. Wenn sie nicht im Stande sind diesen Beweis zu erbringen, so ist das weder ihre noch meine Schuld, aber solange sie es nicht können, ist die erbliche Variabilität eine unbewiesene Annahme, nur ausgedacht um die Evolution zu erklären.

Ich gebe gerne zu, dass, theoretisch, Mutation in unreinem Materiale möglich ist, ebenso wie *generatio spontanea* in nicht-sterilisierten Kulturmedien; aber keiner wird glauben, dass die in nicht-sterilisierten Kulturmedien auftretenden Mikro-Organismen durch spontane Generation entstanden sind, und ebensowenig kann ich das Erscheinen plötzlicher Veränderungen in nicht absolut reinen Organismen als Be-

weis der Mutation annehmen. Sogar in haploiden Organismen kann unregelmässige Chromosomenverteilung vorgehen, wie BLAKESLEE im Falle seiner haploiden *Daturae* gezeigt hat.

Wenn wir uns nur vor Augen halten, dass, wenigstens in der Natur, zwei vollständig gleiche Gameten einander, aller Wahrscheinlichkeit nach, nie begegnen werden — dass es also keine Reinkulturen in der Natur gibt — so stehen wir, meiner Meinung nach, auf einer festen Grundlage, von der aus wir versuchen können die Evolution zu erklären, ohne von Illusionen irreführt zu werden.

Wir sehen dann, dass die Erfindung der erblichen Variabilität zur Gewinnung einer Kraft, die im Stande wäre neue Formen zu schöpfen, nicht nötig war. Die Natur hat, sozusagen, das Mittel, das sie ununterbrochen für diesen Zweck benutzt, das sie in jeder Generation anwendet und dem kein höherer Organismus mit Möglichkeit entrinnen kann, klar angezeigt: die geschlechtliche Fortpflanzung, die, falls wirklich zwei absolut identische Gameten sich in der Natur nie begegnen, nichts anderes als Bastardierung ist. Die Natur hat uns praktisch zugeschrien: „in jeder Generation gebe ich die Gelegenheit zum Austausch von Qualitäten, eben durch diese geschlechtliche Fortpflanzung und somit zum Ursprunge neuer Formen; die Verschiedenheit Ihrer Kinder beweist es, Ihre Gärtner und Züchter haben dieses Prinzip während Jahrhunderten angewandt und konnten die in dieser Weise erzeugten neuen Formen nur behalten, indem sie dieselben isolierten — d. h. durch Verhütung erneuter Kreuzungen. Auch ich benutze derartige Beschränkungen — Isolation nach Raum oder nach Zeit, zum Beispiel, durch Verschiedenheit der Blütezeit — oder gar eine so vollständige Verhinderung wie gegenseitige Sterilität, aber ich schliesse nie die Möglichkeit der Kreuzbefruchtung aus, weil ich dann mir selber dem Fortschritte, der Evolution also, den Weg abschneiden würde. Sie haben alle die Auswirkung der Kreuzung kennen gelernt, aber jeder von Ihnen hat immer ihre Bedeutung verkannt, gelehnet gar. Nur einer unter Ihnen, KERNER VON MARILAUN, hat klar gesehen, dass neue Formen nicht durch die Reize der Umwelt hervorgehen, sondern als Folge der geschlechtlichen Fortpflanzung, und sogar er war nicht im Stande sich von der allgemein angenommenen Vorstellung frei zu machen, so dass er bemerkt, dass es schliesslich doch möglich wäre, dass die männlichen Keimzellen unter der Einwirkung von äusseren Umständen variieren könnten.“

Inmitten vieler umstrittenen Vermutungen ist aber eine Tatsache, und nur diese allein, unzweideutig gesichert: Die Bastardierung ist im Stande auf ein Mal eine grosse Menge neuer Formen hervorzu-
bringen. Wie dieses genau vor sich geht ist nur noch sehr unvollständig bekannt; die Erforschung dieser Vorgänge ist die Aufgabe des Vererbungsforschers — für diejenigen, die sich um die Erklärung der Evolution bemühen, genügt schon die Tatsache an sich, dass aus einer einzigen Kreuzung eine ganze Menge sehr verschiedener neuer Formen hervorgehen kann. In wie weit kann nun diese Tatsache die Evolution erklären? Das ist die Frage, deren Lösung wir versuchen wollen.

Wir sehen, z. B., dass ein Schwarm sehr verschiedener Formen aus einer Kreuzung von *Antirrhinum majus* und *glutinosum* hervorgeht, sowie auch aus der Kreuzung von *A. majus* \times *sempervirens*, ein Linneon, das der *A. glutinosum* nahe verwandt ist. Mittels Isolation kann man eine Anzahl verschiedener Formen herauszüchten; eine derselben, welche am meisten von den Eltern abweicht, habe ich *A. rhinanthoides* genannt, und diese würde, falls sie in der Natur gefunden worden wäre, zweifelsohne als eine ausgezeichnete Species beschrieben worden sein. Diese besondere Form hatte sich aber bereits ausgebildet als die Selektion anfang, sodass der Prozess, den ich anwandte, verglichen werden kann mit der selektiven Wirkung der Natur in einem Schwarm verschiedener Species, unabhängig davon ob dieselben miteinander verwandt sind oder nicht, weil die Natur lediglich mit schon vorhandener Diversität operirt und sich nicht darum bekümmert wie diese entstanden sein mag.

Ich hatte das Glück einen sehr klaren Fall derartiger Selektion — und ich glaube, dass die klarsten Fälle die besten sind — unweit Chicago zu beobachten, wo die sich bewegenden Sanddünen von Lake Michigan allerlei Arten von Bäumen und Sträuchern begraben. Es bleiben unter ihnen nur diejenigen am Leben, welche befähigt sind an ihren Stämmen Wurzeln auszubilden, weil diejenige Formen, welchen diese Fähigkeit abgeht, absterben würden, weil der Sand den Sauerstoffzutritt zu den gewöhnlichen Wurzeln abschneidet. Mit diesem Vermögen hat Verwandtschaft nichts zu tun. *Salix humilis*, *Prunus virginiana*, *Celastrus scandens*, *Vitis labrusca*, um nur einige wenige Formen zu erwähnen, sind in dieser Weise befähigt ihre beblätterten Zweige über dem Sand zu halten, sie wachsen auf mit den Dünen.

In solchen Fällen sagt man gewöhnlich, dass die Pflanzen sich den

neuen Umständen angepasst haben, und in diesem besonderen Falle ist die Ursache — der bewegende Sand — welche die Wurzelbildung an den Stämmen der Bäume und Sträucher auslöste, uns genau bekannt; Lamarckisten würden diese Wurzelbildung dadurch erklären, dass die Pflanzen sich *unmittelbar* den veränderten Lebensbedingungen angepasst hätten. Ein Darwinist dagegen, der die Flora dieser hohen Sandbergen untersuchte, würde behaupten, dass die Spezies, die an diesem besondern Orte Wurzeln aus ihren Stämmen entwickeln, während sie solches in der nächsten Nähe dieser Dünen nicht tun, in allen Richtungen variiert hatten, dass aber nur diejenigen, die derart variierten, dass sie Wurzeln aus ihren Stämmen entwickeln könnten, in den Dünen am Leben geblieben waren.

Tatsächlich hat gar keine Variation stattgefunden. Weder Lamarckistische Variabilität, welche längere Zeit für die fertige Ausbildung der neuen Eigenschaft erfordert, noch Darwinistische, welche nur nach Selektion während einer Anzahl von Generationen, Erfolg haben kann, würde im Stande gewesen sein die begrabenen Bäume und Sträucher zu retten. Nur diejenigen, welche bereits befähigt waren Stengelwurzeln auszubilden bevor der bewegende Sand sie erreicht hatte, konnten am Leben bleiben als der Sand anfang sich anzuhaufen, gerade so wie es für einen Ertrinkenden zu spät ist um die Schwimmkunst zu erlernen.

Nur das kann herausselektiert werden, was sich bereits entwickelt hat. VILMORIN erkannte dies als er sagte, dass man um etwas neues zu züchten, es bereits haben muss; auch er trug der Kreuzung keine Rechnung und DE VRIES wandte diesen Ausspruch auf die Evolution an als er sagte: „Neue elementare Arten entstehen plötzlich, ohne Uebergänge“, und wenn dies auch eine Uebertreibung ist, weil neue aus einer Kreuzung hervorgegangene Formen während einer Reihe von Generationen fortfahren können zu spalten bevor sie einigermaassen Konstante gebildet haben, so ist doch gewiss ein Kern von Wahrheit darin, während DE VRIES' Auffassung ausserdem erheblich von BAUR's Konzeption einer Anhäufung geeigneter kleiner Mutationen durch natürliche Zuchtwahl abweicht.

Es ist zweifellos wahr, dass die Bedeutung der Anpassung sehr übertrieben worden ist. Dass dieses nicht immer erkannt worden ist, ist der Tatsache zuzuschreiben, dass wir nur ausnahmsweise im Stande sind die Ursache einer Veränderung in der Natur so eindeutig klar zu legen, wie im Falle der Ausbildung von Stengelwurzeln bei den Pflanzen, wel-

che von den beweglichen Dünen unweit Chicago begraben zu werden drohten. Wir werden nur zu leicht irregeführt. Wenn wir beobachten wie zwei so verschiedene Pflanzen wie *Cacti* und *Euphorbiae* einander in Wüstengegenden ausserordentlich ähneln, schreiben wir diese Ähnlichkeit dem Einflusse des Wüstenklimas zu und sehen darin ein Stütze für die Ansicht, dass die äusseren Umstände das Variieren der Pflanzen verursachen.

Die Ähnlichkeit ist aber nur sehr oberflächlich, nicht viel grösser als dieselbe zwischen einem Aal und einem Spulwurm (*Ascaris*) und gewiss nicht grösser als zwischen einem Aal und einer Blindschleiche (*Anguis*).

Was wir — mirabile dictu — vollständig übersehen, ist, dass in jeder andern Hinsicht der *Cactus* ein *Cactus* geblieben ist und die *Euphorbia* eine *Euphorbia*, sodass deren sämtliche wesentliche Unterschiede vom Wüstenklima absolut unbeeinflusst geblieben sind. Was wir ebenfalls übersehen, ist die Tatsache, dass unter den blattbildenden *Cactaceen*, im Falle der *Pereskiae*, ebenso wie unter vielen blattbildenden *Euphorbiaceen*, sukkulente Stengel bereits ausgebildet waren, so dass es sehr gut möglich erscheint, dass in jeder dieser beiden Familien Kreuzung die Ausbildung blattloser Formen veranlasste, welche nachher ihren Weg in die Wüste gefunden haben, und dass wir nun irrtümlich diesen blattlosen Charakter, welchen sie schon aufwiesen bevor sie die Wüste erreichten, der Wirkung des Wüstenklimas, zuschreiben.

Dass blattlose *Cactaceen* befähigt sind in sehr feuchten Gegenden zu leben haben einige *Rhipsalis*-Arten, die auf Java verwildert sind, bewiesen; dieselben leben dort als Epiphyten, z.B., wie ich selber beobachten konnte, auf *Ficus*. Falls das Klima von Java sich von seinem heutigen sehr feuchten Zustande in ein trockness wüstenartiges umwandeln würde, so wären diese *Rhipsalis*-Arten vielleicht im Stande diesen Klimawechsel zu überleben, während der grössere Teil der übrigen Vegetation eingehen würde. In diesem Falle würde man dann zweifellos die *Rhipsales* als ein Produkt des Wüstenklimas ansehen. Dass Organverlust, vergleichbar dem hier im Falle der *Cactaceen* und *Euphorbiaceen* angenommenen, tatsächlich als Folge von Kreuzung auftreten kann, das hat die Tatsache bewiesen, dass unter den Spaltungsprodukten meiner *Antirrhinum*-Kreuzungen Pflanzen aufgetreten sind, welche ausser Stande waren Blüten auszubilden und welche überdies sukkulent waren, während keiner der Eltern sukkulent war, so dass sie

zu gleicher Zeit beweisen, dass neue Merkmale durch Kreuzung entstehen können.

Es ist wahr, dass Individuen sich den Veränderungen in der Umwelt anpassen in so weit als jedes Individuum das Produkt ist seiner Veranlagung und der äusseren Einflüsse, die auf ihn einwirken, oder sozusagen eine Kompromisbildung; mir scheint jedoch, dass sowohl LAMARCK wie DARWIN irrtümlich solche Anpassungen für erblich hielten. Es ist für uns ein Glück dass dem nicht so ist. Unzählige unserer Vorfahren haben zweifellos irgend eine Knochenfraktur in ihrem Körper erlitten, die sich unter Ausbildung einer abweichenden Knochenstruktur ausgeheilt hat, aber wir allen haben normal ausgebildete Knochen ererbt, mitsamt das Vermögen ihre Struktur in gewissem Maasse, gemäss den durch Fraktur veränderten Umständen, abzuändern; keineswegs aber ererbten wir die bereits abgeänderte Struktur. Wenn wir Anpassungen bewundern, sollten wir nicht aus dem Auge verlieren, dass wir extreme Fälle bewundern, und dass dieselbe Pflanze, in eine andere Umgebung versetzt, ein weit weniger staunenerregendes Vorkommen hat, als dasjenige, das wir so sehr bewunderten. Das Edelweiss der Alpen oder der trocknen Regionen Sibiriens ist, wenn man es in Holland oder England züchtet, bei weitem nicht so schön, bei weitem nicht so weiss und wollig, wie in seiner natürlichen Umgebung; die Natur betrügt uns, hinsichtlich der Anpassungen, um wenigstens 50 %. BOMMER sähte vor einigen Jahren in Brüssel die Samen einer *Nothopanax* aus, und die Diversität unter den Sämlingen war kurzweg erstaunlich. Man sah das zur Zeit als einen extremen Fall von Variabilität an, während wir jetzt natürlich wissen, dass es die Aufspaltung eines Bastards war. Wenn daher DIELS für die *Proteaceae Dyandra* daraufhinweist, dass die Blattbreite unter den Arten dieses Genus mit zunehmender Trockenheit abnimmt, so beweist das keineswegs, dass die Blattform in diesem Genus bestimmt wird — verursacht worden ist — von dieser Trockenheit; es mag sein — und mir scheint das eine wahrscheinlichere Erklärung — dass von einer sehr heterogenen Population, mit verschiedenen Blattformen — wie solche z. B. aus der *Antirrhinum*-Kreuzung hervorgegangen sind — an Orten mit verschiedenem Feuchtigkeitsgrade diejenigen Formen am Leben geblieben sind, deren Blattform am besten mit den herrschenden Umständen harmonirte — vorausgesetzt, dass die Blattform ueberhaupt das Ueber-

leben bestimmte. In der Tat müssen wir in dieser Hinsicht sehr vorsichtig sein. Wir wissen allen, dass Pflanzen von Heiden und Sümpfen, wie *Calluna* und *Erica*, eine Form und Struktur haben, welche einigen der früheren Untersuchern, vor allen SCHIMPER, zu der Annahme veranlasste, dass sie der Einschränkung des Wasserverlustes durch Transpiration angepasst seien, dass sie, in einem Worte, Xerophyte seien. Die eigentümliche Tatsache, dass diese Pflanzen nichtsdestoweniger in einem dem Anschein nach feuchten Sumpflande wachsen, wurde von SCHIMPER erklärt durch die Annahme, dass diese Sümpfe physiologisch trocken wären, eine Ansicht, die, obwohl sie fast ausschliesslich auf das Aussehen der Vegetation gegründet und nicht experimentell geprüft wurde, seitdem von Lehrbuch zu Lehrbuch weiter gegeben ist. Nun haben aber MONTFORT und HOCKER ¹⁾ zeigen können, dass die physiologische Trockenheit der Sümpfe ein Märchen ist und überdies, dass *Calluna* gar kein Xerophyt ist. Es ist richtig, dass die Struktur des einzelnen Blattes einer ericoiden Pflanze als xeromorph interpretiert werden kann, aber eine Berechnung der gesamten Blattoberfläche pro Einheit des Wurzelsystems, stellt *Calluna* hinsichtlich der Transpirationsoberfläche über viele Mesophyten und eine Untersuchung der Transpirationsgrösse in bezug auf ihr absorbierendes System zeigt, dass *Calluna* vielmehr als ein xeromorpher Mesophyt angesehen werden muss, welcher im Stande ist wie ein Mesophyt Wasser zu verlieren, weil an ihrem natürlichen Standorte practisch gesprochen immer ein Überfluss an Wasser vorhanden ist. Was ist denn die wirkliche Ursache des eigentümlichen Charakters der Heiden- und Torflandvegetation? Dr. F. E. CLEMENTS hat vor kurzem in seiner Monographie über „Durchlüftung und Luftgehalt“ gezeigt, dass einer der wichtigsten Faktoren im morastigen Boden des Torflandes und der Heidensümpfe das Fehlen einer gehörigen Durchlüftung des Bodens ist, welches denselben für das Wachstum des Wurzelsystems einer gewöhnlichen Pflanze untauglich macht. PRIESTLEY hat darauf hingewiesen, dass man erwarten kann, dass der Stoffwechsel des Wurzelsystems bei verschiedenen Pflanzen verschieden sei, und das vielleicht bestimmte Pflanzen weniger Sauerstoff zu ihrem Wachstum brauchen als andere; dass vielleicht die Sumpfpflanzen solche Gewächse sind; und dass diese,

¹⁾ Dieser Teil ist einem Aufsätze J. H. PRIESTLEY's „Ecology of Moorland Plants“ in *Nature*, Nov. 8 1924, p. 698 entliehen worden.

neben dieser Eigentümlichkeit noch eine weitere aufweisen, nämlich, dass sie ungewöhnlich grosse Quantitäten Fett in den wachsenden Wurzeln ausbilden. Diese fettigen Substanzen werden dann in die jungen Sprosse geleitet und dort zu einer abnorm dicken Cuticula umgebildet; im Innern der Sprosse veranlassen sie eine frühe Ausbildung der secundären Endodermis in welcher sie als Korkschichten abgelagert werden. Es wurde auch auseinandergesetzt, dass diese fettigen Ablagerungen noch für gewisse andere strukturelle Veränderungen verantwortlich zu machen sind und eine spätere Veröffentlichung gemeinsam mit Frl. BEATRICE LEE, erhärtete PRIESTLEY's Ueberzeugung, dass die frühe Ausbildung einer dicken Cuticula die Struktur der jungen Sprössen und Blätter auf die sie abgelagert wird, gründlich modifiziert. Es zeigt sich also mit grosser Wahrscheinlichkeit dass dieser Entwicklungsfaktor schliesslich zum bedeutenden Teile die charakteristische Form der Moor-Pflanzen bedingt. Falls dies richtig ist beruht deren eigentümlicher Habitus nicht auf eine Anpassung an starken Wasserverlust, sondern entpuppt dieser sich als eine natürliche Entwicklungsfolge des charakteristischen Stoffwechsels eines Wurzelsystemes, das in einem ungenügend durchlüfteten Boden wächst. Wo auch die Sumpfpflanzen wachsen mögen, in Sümpfen oder sonst wo, sie werden immer diesen charakteristischen Stoffwechsel beibehalten, fettige Substanzen aufspeichern und dieselben charakteristischen Strukturen aufweisen. Aber in den Sümpfen sind sie Alleinherrscher, weil andere Pflanzen, welchen dieser eigentümliche Stoffwechsel abgeht dort nicht zu wachsen vermögen ¹⁾).

Die charakteristische Torfland- und Heidevegetation ist also nicht durch langsame Anpassung entstanden sondern die Eigenschaften, welche die jetzt dort wachsenden Pflanzen, in den Stand setzten diese Lebensart zu führen, waren bereits entwickelt bevor sie sich auf dem Sumpfboden ansiedelten; sie haben dort nur einen Boden gefunden, der für andere Pflanzen untauglich war und den sie deshalb monopolisierten. Es ist jedenfalls schwierig sich vorzustellen wie eine *langsame* Anpassung irgend einen Erfolg haben könnte. Wie könnte die bekannte Fensterpflanze, *Mesembryanthemum rhopalophyllum*, allmählich ihre

¹⁾ Dass viele Moorpflanzen nicht im Stande sind in kalkreichen Böden zu wachsen hat seinen Grund in der Tatsache dass Calcium-salze mit Fettsäuren unlösliche Seifen bilden, und so die fettreichen Wurzeln dieser Pflanzen verstopfen.

Fenster und die mit ihr verbundene eigentümliche Blattstruktur entwickelt haben und weshalb sollte sie das tun in einer Gegend mit nur wenig Konkurrenz und wo neben sie zahlreiche andre, sei es auch ebenfalls eigentümliche *Mesembryanthemum*-Formen, leben können? Es ist grade die grosse Diversität der auf dem südafrikanischen „Veld“ wachsenden *Mesembryanthemum*-Formen, welche auf mich wieder den Eindruck von aus Kreuzung hervorgegangenen Schwärmen macht. Was wird nun, um zu dem aus unserer *Antirrhinum*-kreuzung hervorgegangenen Schwarm zurückzukehren, aus ihm werden, falls er in der Natur entstanden wäre?

Falls solch ein Schwarm einen neuen vegetationslosen Boden findet — z. B. falls er sich auf einen neuen Eisenbahndamm ansiedeln kann — so wird anfänglich wahrscheinlich nichts besonderes geschehen; die Individuen werden sich untereinander befruchten und die ursprüngliche Diversität wird so ungefähr beibehalten bleiben. Im Falle eines so vielförmigen Schwarmes wie aus der *Antirrhinum*-Kreuzung hervorgehend, wäre die Beibehaltung dieser Diversität kaum nachweisbar; man könnte den Versuch dieses Nachweises nur machen bei Schwärmen in welchen sehr auffallende und resistente Formen in kleiner Anzahl auftreten, so dass man aus ihrem, in jeder Generation wiederholten Auftreten, schliessen könnte ob der Schwarm, wenigstens hinsichtlich dieser Formen, eine konstante Zusammensetzung hat. Die Gelegenheit zur Prüfung dieser Vorstellung gaben mir die Nachkommen des Bastardes *Nicotiana rustica* \times *paniculata*, welcher in kleiner Zahl, in mutations-ähnlichen Bruchteilen eines Prozentes, Zwerge und Riesen abspaltete. Es zeigte sich nun, dass diese Formen in nachfolgenden Generationen immer wieder auftraten, wenn wir den Pflanzen die Gelegenheit gaben sich frei unter einander zu kreuzen; das war nicht nur in meinen eigenen Versuchen der Fall, sondern es gingen auch ähnliche Riesen- und Zwergformen aus EAST's Kreuzungen in Nord-Amerika hervor, trotzdem er eine andere Form des Linneonten *Nicotiana rustica* verwendete als ich. In der Natur wird aber früher oder später in einem solchen Schwarme eine Elimination einsetzen, und wenn dadurch genügend grosse Lakunen entstanden sind um bestimmte Gruppen ähnlicher Individuen zu unterscheiden, so macht der Systematiker dieselben zu seinen Spezies und Varietäten.

Es ist aber auch möglich, dass in einer bestimmten Gegend von einem solchen Schwarme schliesslich nur eine Gruppe von so sehr

ähnlichen Individuen übrig bleibt, dass die Systematiker sie für eine einzige, sei es auch variable Art halten. Eine solche Gruppe konnte ich durch Isolation aus einer Kürbiskreuzung darstellen wie aus der farbigen Tafel, welche zu diesem Aufsatz gehört, klar hervorgeht. Wie man sieht war die F_2 sehr polymorph und polychrom, während es durch nur einmalige Selection, durch Isolation einer graugrünen Form gelang, die rote Farbe, welche an die Vielfärbigkeit der F_2 generation so grossen Anteil hatte, fast ganz zu eliminieren und eine F_3 zu gewinnen, die man falls sie im Freien aufgefunden worden wäre, wohl als eine variable Species beschrieben hätte. Innerhalb einer solchen Gruppe wird aber wahrscheinlich immer eine geringe Diversität bestehen bleiben, weil eine absolut homogene Gruppe eine Reincultur sein würde, deren Existenz in der Natur mir höchst fraglich vorkommt. Um über diese Frage Aufschluss zu erhalten, regte ich Dr. SIRKS an die holländische *Chrysanthemum leucanthemum* zu untersuchen, weil in den Niederlanden, ausser *Chr. segetum* in den östlichen Provinzen, kein andres Linneon des Geschlechtes *Chrysanthemum* vorkommt und zwischen diesen beiden Linneonten keine Bastarde bekannt sind.

Das Resultat war, dass eine erhebliche Diversität innerhalb dieser allgemein als sehr homogene Art angesehenen Gruppe aufgedeckt wurde.

Es gibt kaum eine zweite Gruppe in der so geringfügige Differenzen als genügend für die Speziesunterscheidung erachtet worden sind als die Moose, jedoch hat FRITZ v. WETTSTEIN im Linneonten *Funaria hygrometrica* eine Anzahl verschiedener Genotypen unterscheiden können, welche nach künstlicher Kreuzung nach den Mendelschen Gesetzen spalten.

Wie wir wissen war es die, innerhalb der als Species angesehenen Gruppen, beobachtete Diversität, welche zur Hypothese der Existenz irgend einer vererbaren Variabilität Anlass gab. So lange man annahm, dass die Arten geschaffen waren, war freilich eine andre Ansicht kaum möglich, da man annehmen musste, dass am Uranfang jede Species aus einem einzigen homozygoten Individuum oder aus einem Paare solcher hervorgegangen war, und folglich die nachherige Erscheinung der Diversität unter ihren Nachkommen nur irgend einer Art von erblicher Variabilität zugeschrieben werden könnte. Wie viel leichter erklärt sich aber die Diversität innerhalb der Gruppen, welche die Systematiker noch immer Species nennen, falls wir annehmen, dass sie aus einem, einst weit heterogeneren, als Folge einer Kreuzung en-

standenen Schwarm übrig geblieben sind und dass sogar ein solcher Schwarm schliesslich bis zu einem einzigen Jondanonten reduziert werden kann!

Für mich ist dieses so einleuchtend, dass ich eben in diesem Vorhandensein von Diversität in jeder Gruppe, welche die Systematiker Species nennen, eine wichtige Stütze für die Theorie der Evolution durch Bastardierung erblicke.

Man hat mir vorgeworfen, dass Kreuzung in der Natur eine so seltene Erscheinung ist, dass man auf ihr keine Evolutionstheorie gründen kann. Ich glaube, dass dieser Vorwurf unbegründet ist, dass man die Häufigkeit der Kreuzung, sowohl in der Vergangenheit wie in der Gegenwart, unterschätzt. Das schwarmhafte Auftreten von grossen Gruppen nahe verwandter Arten in gewissen geologischen Perioden, besonders unter meerbewohnenden Arten, wie Brachiopoden, Trilobiten u. s. w., liesse sich leicht auf Grund der Bastardierungstheorie erklären, um so leichter, weil im Meere eine Unmenge verschiedener Gameten freigesetzt werden und LOEB hat zeigen können, dass geringfügige Differenzen in der chemischen Zusammensetzung des Meerwassers — ja sogar bloss in der Konzentration desselben — genügen um artfremden Spermatozoen in Eizellen, welche sonst für dieselben unzugänglich sind, den Eintritt zu ermöglichen, so dass solche Änderungen die Kreuzung fördern müssen — ein bedeutungsvoller Umstand, weil die Veränderung der Umstände in dieser Weise indirekt die Entstehung neuer Formen hervorrufen kann aus welchen die neuen Umstände dann ihre Wahl treffen können.

Auf dem Lande gab in erster Linie der Wind, welcher den Pollen auf weite Strecken übertrug, vollauf Gelegenheit zur Kreuzung, eine Gelegenheit, die weiter erheblich gesteigert wurde, als die Insekten in die Erscheinung traten, und das fast plötzliche gleichzeitige Auftreten sehr verschiedener Formen von Blütenpflanzen in der Naturgeschichte der Erde ist in vollkommener Uebereinstimmung mit diesen gesteigerten Kreuzbefruchtungsmöglichkeiten. Das Buch der Vergangenheit wird aber immer so viele unvollständige Blätter enthalten, dass wir den Text durch unser Vorstellungsvermögen ergänzen werden müssen; sehen wir daher einmal was über die Häufigkeit der Bastardierung im heutigen Zeitabschnitte bekannt ist. Als ich die Schweizer Herbarien durchsah, ergaben sich mir die folgenden vorläufigen Resultate: Die Flora der Schweiz enthält, so weit es Phanerogamen und Pterido-

phyten betrifft, 2695 Arten in dem Sinne, in welchem Systematiker diesen Terminus anwenden. Da von 331 Genera der Schweiz jedes nur eine Species enthält, so dass innerhalb dieser Genera keine Speziesbastarde möglich sind, bleiben 2634 Arten übrig, welche, theoretisch, eine Bastardverbindung angehen können — nur theoretisch — weil viele derselben nie zusammentreffen. Die Anzahl der gefundenen Bastarde war 974, d. h. also 42 % der Artenzahl, also ein sehr hoher Prozentsatz. In der Schweiz sind 693 Genera heimisch; da 331 derselben nur eine Art enthalten, können Bastarde, wieder theoretisch, in 362 Genera vorkommen; man hat solche in 125 Genera beobachtet — d. h. in $34\frac{1}{2}$ Prozent der möglichen Fälle.

Da es mir unmöglich war in der kurzen Zeit, die mir zur Verfügung stand, die wirkliche Verbreitung der Arten in der Schweiz zu studieren, und daraus zu schliessen, welche Arten zusammentreffen, welche nicht, so wählte ich ein anderes Kriterium um eine Einsicht in die Kreuzungsmöglichkeiten in jenem Lande zu gewinnen. Ich ging aus von der Voraussetzung, dass je mehr Arten ein Genus enthält um so grösser auch die Möglichkeit sein wird, dass einige derselben sich begegnen werden, so dass, falls Bastardierung, wenn nur die Gelegenheit sich darbietet, eine ziemlich allgemeine Erscheinung ist, der Prozentsatz der tatsächlich beobachteten Bastarde annähernd im selben Verhältnis zunehmen wird wie die Artenzahl der Genera. Es ergab sich, dass dieses tatsächlich der Fall war.

Es gibt in der Schweiz 328 Genera mit 15 oder weniger Arten; Bastarde wurden in 101 dieser Genera, d. h. in 30 % der theoretisch möglichen Fälle, gefunden. 34 Genera enthalten mehr als 15 Species; in dieser Gruppe wurden in 24 Genera, d. h. in 70 % der theoretisch möglichen Fälle Bastarde gefunden; schliesslich gibt es 17 Genera mit 22 oder mehr Arten; in jedem dieser Genera, d. h. in 100 % der theoretisch möglichen Fälle, wurden Bastarde gefunden. Dieses stimmt vorzüglich mit dem was Dr. COCKAYNE in seinem vor kurzem erschienenen Aufsätze über Bastardierung in der neuseeländischen Flora sagte: „The main cause of the presence of hybrids, apart from the power of cross-pollination, is the occurrence of related species side by side“; und mit den vielen von ihm angeführten Beispielen von Pflanzen, die gewöhnlich gesondert wachsen aber die, so bald sie zusammentreffen, mit einander bastardieren ¹⁾.

¹⁾ COCKAYNE L. Hybridism in the New Zealand Flora. New Phytologist 1923,

Weiter spricht, meiner Ansicht nach, ein ebenfalls von Dr. COCKAYNE gestreifter Umstand, n.l. dass viele Species nicht „variieren“, wie man es nennt, wenn sie isoliert sind, dass sie aber plötzlich zu variieren anfangen so bald sie mit einer andern sonst nicht mit ihr zusammenwachsenden Art zusammentreffen, sehr zu Gunsten der Auffassung, dass Variation, besser gesagt Diversität, der Bastardierung zuzuschreiben ist. In der Schweiz sah ich glänzende Beispiele dieser grossen Diversität wo *Rhododendron ferrugineum* und *Rh. hirsutum*, die sogenannten Alpenrosen, zusammentreffen. Eine Anzahl sehr interessanter Beispiele von Pflanzen welche nur variieren, wenn sie mit verwandten Arten in Berührung kommen, verdanke ich dem bekannten Untersucher der Schweizer und verwandter Floren, Dr. BRAUN-BLANQUET. Zwei derselben möchte ich hier nennen: *Saxifraga hirculus* zeigt keine Variation, keinerlei Form von Diversität, in ganz Zentral Europa; im Zentrum der Artengruppe aber, zu der sie gehört, in Zentral-Asien, zerfällt sie in eine Anzahl verschiedener Formen. *Ligularia sibirica* (einer mit *Senecio* nahe verwandten Gattung zugehörig) ist in der Auvergne und dem Östlichen Teile der Pyrenäen sehr konstant und zeigt dort keine Spur von Variabilität, während sie in Sibirien, wo sie mit einer Anzahl verwandter Arten zusammentrifft, einen Schwarm von verschiedenen Formen ausbildet, die nur arbiträr von verwandten Arten abgegrenzt werden können. Mir scheint, dass dieses nicht nur zeigt wie sehr Pflanzen zur Bastardbildung geneigt sind, so oft sich die Gelegenheit darbietet, sondern auch, dass die Tatsache, dass sie nicht variieren, wenn sie isoliert sind, wohl aber wenn sie mit andern Arten zusammenwachsen, vollkommen analog ist mit unserer Erfahrung in der Tierzucht oder der Züchtung von Garten- oder sonstigen Kulturpflanzen — mit andern Worten: dass ein gewisser Typus *unter Umständen entweder konstant oder variabel ist lässt sich nicht erklären durch irgend eine Theorie von spontaner erblicher Variabilität.*

Ich würde noch sehr viele weitere Beispiele anführen können, welche die Häufigkeit der Bastardierung in der Natur bestätigen, meines Erachtens aber genügen die oben und in den vorhergehenden Vorlesungen zitierten Beispiele.

Dass Kreuzung als Quelle neuer Formen, wie wir den Vorgang in der Natur beobachten können, ihr Analogon in der Züchtung haben soll, ist selbstredend. Die klarsten Fälle können wir vielleicht bei jenen Kulturpflanzen finden, welche gewöhnlich in asexueller Weise vermehrt wer-

den. So bald man ihre Samen aussät zeigen sie ihren Bastardursprung, wie, z.B., unsere Fruchtbäume, unsere Blumenzwiebel, u.s.w., welche in einer so komplizierten Weise aufspalten, dass von einer Entstehung dieser Formen in irgend einer andern Weise nicht die Rede sein kann. Ich verdanke es der Liebenswürdigkeit BATESON's, dass ich hier demonstrieren kann, welch grosse Diversität aus der Selbstung einer einzigen Fruchtbaum-Art, aus der Queen Victoria Pflaume, hervorgehen kann. Bisweilen kann man in der Natur sehr schöne Beispiele von Hybriden beobachten, die sich durch vegetative Vermehrung erhalten; ich brauche Ihnen nur die vielen hybriden *Rubus*-Arten in Erinnerung zu bringen, die sich durch Stolonen oder durch Hineinwachsen der Stengelspitzen in die Erde vermehren, oder die sterilen hybriden *Potamogeton*- und *Meniha*-Arten, welche vollkommen im Stande sind sich nur durch vegetative Fortpflanzung zu erhalten — bisweilen sogar, wie eben im Falle einiger jener *Potamogeton*-Bastarde, im Stande sind die Elternarten zu verdrängen. Einen sehr schönen Fall einer derartigen vegetativen Fortpflanzung konnte ich vor wenigen Jahren in Arizona beobachten. Unweit Tucson zeigt ein Linneon einer Kandelaber-*Opuntia*, *Opuntia versicolor*, eine so auffallende Diversität in der Blütenfarbe, dass ihre Hybridität nicht angezweifelt werden kann; um so weniger noch, weil MACDOUGAL, der Direktor der dortigen Carnegie Institution, mir mitteilte, dass nach seinen Beobachtungen, alle *Opuntia*-Arten in der Nähe von Tucson, wohl, wenn sich dazu die Gelegenheit darbietet, mit einander bastardieren. Wasmich sehr interessierte war, wie diese grosse Diversität — die Blütenfarbe variierte von weiss, gelb und rosa in allen Übergangsfarben bis zu dem tiefsten Weinrot — eine Diversität, die einem die Vergleichung mit dem Experimentirgarten eines Genetikers, in der die F_2 einer Kreuzung auf Blütenfarbe gerade aufgeblüht ist, aufdrängt — in der Natur erhalten geblieben war. Die Erklärung, auf welche MACDOUGAL meine Aufmerksamkeit lenkte, wurde von einer grossen Menge junger Pflanzen geliefert, welche aus abgerissenen Zweigen rings um den ausgewachsenen Opuntien herum hervorstachen, welche ihre gewöhnliche Vermehrungsweise demonstrierten.

Eine wichtige Konsequenz der Theorie der Evolution mittels Bastardierung ist die Möglichkeit der Entstehung derselben Form an verschiedenen Orten der Erde, die sogenannte polytope Entstehung der Arten.

Oenothera Lamarckiana entstand aller Wahrscheinlichkeit nach in dem botanischen Garten zu Paris, wo LAMARCK eine grosse Anzahl von *Oenothera*-Linneonten beisammen brachte: sie ist nie wirklich wildwachsend in der Natur gefunden worden; jetzt aber bildet sie ihre Segregonten an jeder Stelle der Welt, wo sie eingeführt worden ist, früher vom Gärtner, nachher vom Genetiker. Der Bastard *Nicotiana rustica* \times *paniculata* bildete ihre Riesen und Zwerge sowohl in meinem Garten in Holland, wie in demjenigen EAST's in den Vereinigten Staaten von Nord-Amerika, und niemand wird mehr behaupten können, dass, z.B., gewisse weissblühende Formen der *Primula auricula*-Gruppe, welche, sagen wir, in Österreich und in der Schweiz wachsen, voneinander abstammen, seitdem wir wissen, dass sie an jeder Stelle entstehen können wo *Primula auricula* und *Pr. viscosa*, aus deren Kreuzung sie hervorgegangen sind, zusammentreffen. Bastarde und deren Spaltungsproducte, aus welchen die Systematiker ihre Species machen, entstehen an jeder Stelle wo ihre Eltern zusammentreffen, gerade wie die Kinder der Menschen entstehen wo ihre Eltern sich begegnen.

Bastarde zwischen Europäer und den orientalischen Rassen werden sowohl im Osten wie im Westen geboren, bisweilen sogar auf dem Wege vom Osten nach den Westen, und die sogenannten Pflanzen- und Tierarten, welche sich auf ihren Streifzügen über die Erde begegnen, können an jedem Punkte wo ihre Wege sich schneiden, Bastarde erzeugen. Am Katzenssee, unweit Zürich, finden wir z.B. den Bastard zwischen *Schoenus nigricans* und *ferrugineus*, aber ebenfalls in Gotland, in Schweden, in der Nähe von Visberg, und der Bastard zwischen *Drosera rotundifolia* und *longifolia*, *Drosera obovata*, ist über ganz Europa verbreitet. Zweifellos wird die Kreuzung z. B. eines Suffolk Widders mit einem Dorset Mutterschafe in Neu-Seeland die gleichen Resultate wie in England ergeben, was, nebenbei bemerkt, nicht erwartet werden könnte, falls die Merkmale in Uebereinstimmung mit den Umständen variirten. Die Züchter haben das längst erkannt; sie sind fest davon überzeugt, dass reingezüchtete Tiere *nicht* variiren — denn nur das erklärt, weshalb sie ausserordentlich hohe Preise für Stammbuch-Tiere bezahlen. Es ist eine wichtige Frage weshalb wir, wenn die Bastardierung in der Natur so allgemein ist, wie tatsächlich der Fall ist, die Neubildung von Arten nicht häufiger beobachten. Zweifellos bleibt von den vielen Segregonten z.B. eines *Cirsium*- oder *Primula*-Bastardes, oder irgend einer andern Kreuzung zwischen zwei sogenannten Arten,

nur sehr wenig — häufig sogar nichts, — am Leben und gehören die am längsten überlebenden Individuen meistens nur zwei Typen an, dessen einer dem einen Elter, dessen anderer dem zweiten Elter sehr ähnlich ist.

Das ist aber gerade was man auf Grund der Bastardierungstheorie erwarten sollte, weil, falls es richtig ist, dass die sogenannten Arten Reste von durch Kreuzung hervorgegangenen Schwärmen sind, die Natur bereits seit tiefster Vergangenheit ihre Kreuzungsexperimente getrieben hat: das Ergebnis dieser Experimente ist die Herausbildung der heutigen Arten gewesen, weil dieselben unter den jetzt herrschenden Umständen die resistantesten Glieder eines solchen durch Kreuzung hervorgegangenen Schwarmes waren.

Wenn wir, oder wenn die Natur jetzt diese resistantesten, von uns Species genannten, Formen mit einander kreuzt, wird das Resultat höchst wahrscheinlich weniger resistente Formen — d. h. unter den jetzt herrschenden Umständen — ergeben, welche nachher wieder eliminiert werden. Ihre Erhabenheit unter den herrschenden Umständen gibt eben dem tatsächlich vorhandenen Linneon einen erheblichen Grad von Stabilität.

Wenn aber eine Veränderung in den Umständen statt findet, tritt die Bedeutung der Bastardierung klar hervor, weil die neuen Schwärme, welche das grosse Kreuzungsexperiment der Natur fortführt hervorzubringen, den neuen Umständen eine Anzahl neuer Formen zur Selektion darbieten. Meines Erachtens ist es diesem Vermögen um der Zuchtwahl eine Unzahl von neuen Formen darzubieten, zu verdanken, dass, wie DARWIN es ausdrückte, die Kette des Lebens niemals zerbrochen ist; dass das Leben, — nicht irgend eine besondere Lebensform — sich neuen Umständen anpassen kann.

Es sei mir erlaubt hier noch einmal auf BAUR's jüngste Resultate hinzuweisen. Nach ihm sind die Species durch eine Akkumulation nützlicher kleiner Mutationen und durch die daraufeinwirkende natürliche Zuchtwahl in DARWIN'schem Sinne, gebildet worden.

Andrerseits bemerkt er, dass nicht nur aus einer Kreuzung zweier wilden *Antirrhinum-Arten* in F₂ eine fast unbegrenzte Mannigfaltigkeit von verschiedenen Farben und Formen hervorgeht, so dass sogar unter Tausenden von Individuen fast nicht zwei gleich sind, sondern dass sogar nach einer Kreuzung zweier wilden lokalen *Rassen* derselben Art, welche sich sehr ähneln, ebenfalls eine sehr komplizierte Aufspaltung stattfindet.

Dieses Resultat lässt die Frage gerecht erscheinen, weshalb die Natur, sogar falls Mutationen existierten, die Mühe nehmen würde dieselben eins für eins zu akkumulieren, während aus jeder Kreuzung eine viel grössere Diversität hervorgeht, wobei die in Rede stehenden Faktoren bereits zusammen in den Spaltungsprodukten vorliegen. Jede Kreuzung zwischen zwei sogenannten Arten bietet der Natur auf einmal fix und fertig, was sie nach DARWIN's und BAUR's Auffassung mit vieler Mühe aufbauen sollte; jede Kreuzung zwischen zwei sogenannten Arten bietet ihr zur directen Selection so viele Formen als sie nur wünschen könnte.

Und nicht nur vermag eine Kreuzung neue Formen — neue sogenannte Arten zu erzeugen — es ist ebenfalls möglich, dass alte, sogar bereits verschwundene, Arten aus einer Kreuzung hervorgehen, wie sich aus der Tatsache ergibt, dass LOVE aus einer Kreuzung von *Triticum vulgare* und *Tr. turgidum* Formen erhielt mit zerbrechlicher Ährenachse, während deren Eltern zweifellos während vieler Jahrhunderten nur von Formen mit nicht-zerbrechlicher Ährenachse abstammen.

Die Frage wann, wo, und wie gewisse Formen durch Kreuzung hervorgegangen sind lässt sich vielfach nur durch Experimente lösen. Ich würde gar nicht überrascht sein, wenn viele sogenannte tertiäre Arten — z. B. unter den *Hieracien* — noch heute durch Kreuzung ebenso leicht wiedererhalten werden könnten, als ich die Grünrand-*Petuniae*, welche um die Mitte des 19ten Jahrhunderts aus der Kultur verloren gingen, durch Kreuzung der beiden Linneonten, aus deren Vereinigung sie damals entstanden, aus der Kreuzung n.l. von *Petunia nyctaginiiflora* und *P. violacea*, wieder erhielt. Für Pflanzengeographen bedeuten diese Prinzipien: "Polytope Entstehung, ausserdem in verschiedenen Zeitabschnitten, und Synthese der ursprünglichen Eltern aus den Segregonten ihrer Bastarde, zweifellos eine Komplikation ihrer Arbeit, die ihnen vielleicht abgeneigt machen wird diese Ansichten zu teilen.

Falls aus einem Schwarm, hervorgegangen aus der Kreuzung von *Betula verrucosa* und *B. pubescens*, wie man denselben überall in Zentral Europa antrifft während die beiden Elternarten dort wahrscheinlich nicht vorkommen, diese beiden Formen oder eine derselben wiedererhalten werden könnte — was aller Wahrscheinlichkeit nach möglich ist — braucht es keine direkte Beziehung zwischen diesen regene-

rierten Arten und den südlich und nördlich von Zentral Europa vorkommenden zu geben; es ist sogar möglich, dass nicht die Eltern nach Zentral Europa wanderten, sondern nur ihre Bastarde, welche dann die Elternarten an verschiedenen Orten wieder erzeugten.

Es würde meines Erachtens sehr die Mühe lohnen wenn die Pflanzengeographen sich dieser Sache ansehen wollten, d. h. wenn sie nachforschen wollten ob es Hinweise darauf hin gibt, dass gewisse sogenannte Arten sich mittels ihrer Bastardspaltungsprodukte über die Erde verbreitet haben. Das ist keineswegs undenkbar, weil wir jetzt wissen, dass Bastarde häufig kräftiger sind als ihre Eltern und geeignet sich an Orten anzusiedeln, welche durch ihr extremes Klima den Eltern unzugänglich sind; nach vielen Autoren wachsen viele Bastarde nördlicher oder steigen höher in die Alpen empor als ihre Elternarten.

Die Schwierigkeit um diese und viele andere derartige Fragen zu lösen, ist darin gelegen, dass Experimente und Wahrnehmungen Hand in Hand gehen müssen um eine sichere Grundlage zu gewinnen. Wenn ich z. B. in einer Flora lese, dass es zwei Formen gibt, welche intermediär sind zwischen zwei Arten und dass die eine derselben ein Bastard zwischen beiden Arten ist, die andere aber nicht, so frage ich mich was den Autor dazu führte diese Unterscheidung zu machen. In solchen Behauptungen spricht die subjektive Meinung ein grosses Wort. Wir haben nur verschiedene Floren durch zu sehen oder sogar nur verschiedene Auflagen derselben Flora um zu beobachten wie sehr die Meinungen verschieden sind. Ich finde z. B., in SCHINZ und KELLER's Flora der Schweiz in der vierten Auflage nur 23 sogenannte hybridogene Arten, während z. B. keine einzige der *Rosa*- oder *Rubus*-Arten als hybridogen angegeben wird, wiewohl diese Genera zweifellos sehr viele enthalten. In einer der früheren Auflagen wird *Circaea intermedia* als hybridogene Art angeführt, jetzt als „früher“ als solche betrachtet. Die Zeit ist gewiss da, dass Systematiker, Pflanzengeographen, Genetiker und Zytologen zusammenarbeiten müssen um eine feste Grundlage für die Wertschätzung verschiedener Formen zu gewinnen. Um nur ein Beispiel zu erwähnen, kein einziger Systematiker hat je vermutet, dass weitaus die grosse Mehrzahl der in Europa, Kleinasien, und Nord-Afrika wildwachsenden Rosen nicht gute Arten sind, sondern Bastarde erster Generation welche sich während eines gewaltigen Zeitraumes durch einen Vorgang von Apomixis fortgepflanzt haben, bis der Zytologe es ihm klarlegte.

Wir werden nun zur Frage überschreiten, in welchem Umfange die Kreuzung ihren Einfluss ausüben kann. Wir wissen, dass viele verschiedene Arten von wilden *Canidae*, Schakale, verschiedene Arten von wilden Hunden und Wölfen mit einander bastardieren können und dass aus diesen Kreuzungen unsere verschiedenen Hunderassen, wie Foxterriers und Neufundländer — um zwei Extreme zu nennen — hervorgegangen sind.

Ich zweifle ob es noch einen Naturforscher gibt, der geneigt ist anzunehmen, dass diese verschiedenen Rassen durch Mutation oder durch irgend eine andre Art erblicher Variabilität aus einander hervorgegangen sind; falls es noch einen solchen geben sollte mag er versuchen Neufundländer aus Foxterrier zu züchten.

Es ist nachgewiesen worden, dass an der Bildung unserer Haushühner wenigstens drei wilde Arten sich beteiligt haben; verschiedene Phasanenarten bastardieren leicht mit einander, und es ist ebenfalls nachgewiesen worden, dass wilde, als neue Arten aus dem Himalaya beschriebene, Phasanenformen durch Kreuzung entstanden sind. Man hat sogar, zwar sterile, Bastarde zwischen dem Perlhuhn und der Pfaue erhalten; wer würde es dann wagen, die Grenzen der Bastardierung anzudeuten? Gewiss, es gibt Grenzen, einige durch geschlechtliche Abneigung gezogen; wie sehr diese sich aber bisweilen überwinden lassen, zeigt die Betrugung eines Lama's im zoologischen Garten zu Rotterdam, welcher eine Tapirin als Spielgenössin hat und fortwährend versucht mit ihr zu paaren. Männchen, die durch irgend einen Zufall von ihren Artgenossen isoliert worden sind, haben vielleicht in dieser Weise eine wichtige Rolle in der Bastardierung gespielt, gleich wie es zweifellos der „Herr der Schöpfung“ auf seinen einsamen Umstreifungen in von fremden Rassen bewohnten Gegenden getan hat.

Jedoch gibt es natürlich Grenzen, obwohl wir nicht wissen wo wir sie suchen sollen; gibt es, z. B., neben Kerndifferenzen auch Zytoplasmadifferenzen zwischen den verschiedenen Organismen? Darüber ist unsere Kenntnis sehr unvollständig. Verschiedenheiten in der Eistruktur verschiedener Tiere weisen aber bestimmt darauf hin und das Anschneiden dieses Problems ist hier am Platze, weil es zweifellos interessante Gesichtspunkte eröffnet. Bevor wir diesen Punkt besprechen, müssen wir uns aber frei machen von der Vorstellung dass ein Organismus ein Aggregat kleiner lebendiger Teilchen wäre, als welche DE VRIES seine Pangene auffasst. Ich bevorzuge — wie ich bereits in den

vorigen Vorlesungen bemerkte — mich den Organismus als einem weichen Krystall ähnlich vorzustellen, und bin der Meinung, dass es sowohl im Nucleus wie im Zytoplasma eine bestimmte molekulare Struktur gibt, welche die als Nahrung aufgenommenen Molekel zwingt sich in einer bestimmten Weise anzuordnen, übereinstimmend mit der besonderen Struktur des Organismus der sie als Nahrung gebrauchte. In dieser Weise erhalten wir ein Analogon zur Morphogenese in der unbelebten Natur, zur Morphogenese des Krystalles, das die sich in alle Richtungen in der Mutterlösung bewegendes Molekel zwingt sich in der Weise anzuordnen, dass ihre Bewegung auf Oscillationen um bestimmte fixierte Punkte im Raumgitter des Krystalles beschränkt wird. Falls wir diese Ansicht vertreten, können wir uns von der wunderlichen Vorstellung befreien, dass ein einzelnes Gen ein einzelnes oder sehr wenige Merkmale bedingen könnte.

Die Merkmale sind ebenso gut die Folge von sämtlichen Vorgängen im Organismus, welche dessen besondere Konstitution bedingen, wie z. B. die blaue Farbe eines Kupfersulfatkrystalles von der molekularen Anordnung der verschiedenen Komponenten dieses Krystalles bedingt wird. Wenn ich jenem Krystalle das Krystallwasser entziehe so verliert es seine blaue Farbe. Dürfen wir daraus nun schliessen, dass das Krystallwasser das Gen — den Faktor — oder bloss das Etwas darstellt, das die in Rede stehende Farbe verursacht? Keineswegs; denn die Entziehung irgend einer andern Komponente des Kupfersulfatkrystalles: des Schwefels, des Kupfers oder des Sauerstoffs, hat den gleichen Effekt, und ich kann nicht einsehen wie es im Organismus anders sein könnte; wir bilden uns nur ein das besondere Gen entdeckt zu haben, das ein besonderes Merkmal bedingt, wenn wir einen der zweifellos vielen Faktoren, welche an die Ausbildung des Merkmales mit betätigt waren, eliminiert haben.

Wenn wir dagegen der Meinung sind, dass die Merkmale eines Organes das Resultat von sämtlichen Vorgängen im Organismus darstellen, so haben wir keinen Grund anzunehmen, dass nur die Chromosome diese Merkmale ausbilden, oder, wie wir das gewöhnlich ausdrücken, dass sie die ausschliesslichen Träger der erblichen Eigenschaften sind, sondern wir müssen annehmen, dass auch das Zytoplasma eine, wahrscheinlich sogar wichtige Rolle in der Erbllichkeit spielt, wie es z. B. zweifellos bei der Übertragung der Chromoplaste der Pflanzen der Fall ist.

Wenn also auch nichts mit Gewissheit über die Plasmastrukturdifferenzen zwischen verschiedenen Organismen bekannt ist, so haben wir in Fragen der Evolution doch der Möglichkeit eines zytoplasmatischen Unterschiedes Rechnung zu tragen, weil wir zur Erklärung der Evolution nicht nur ein veränderungsverursachendes Prinzip brauchen, wie wir ein solches voll auf in das Bastardierungsprinzip verwirklicht fanden, sondern ebenfalls ein Element, dass diese Veränderung oder wenigstens einen Teil derselben festlegt.

Sämtliche Urheber von Evolutionstheorien, auch jene welche die Evolution auf erbliche Variabilität gründeten, haben die Notwendigkeit eines solchen erhaltenden Prinzips erkannt.

LAMARCK erfand für diesen Zweck die Erbllichkeit erworbener Eigenschaften, die Ausbildung von Engrammen, wie SEMON es nachher so klar ausgedrückt hat; DARWIN erfand das Ueberleben des Tüchtigsten, durch welchen Vorgang die nützlichen Eigenschaften sich anhäufen und die schädlichen eliminiert werden sollten; DE VRIES erfand die spontane Neubildung von Genen, welche in den bereits vorhandenen Genensatz einverleibt werden sollten.

Mir scheint, dass keine dieser Annahmen nötig ist. Jegliche Generation der höheren Organismen bietet in der Vereinigung zweier nie gänzlich gleichen Gameten nicht nur die Gelegenheit zum Austausch von Qualitäten, sondern ebenfalls in der rein mütterlichen Uebertragung des, in direkter Weise, alle Generationen mit einander verbindenden, Zytoplasmas das erforderliche erhaltende Element.

Wenn wir dieses im Auge behalten: dass die Kernverschmelzung die Gelegenheit zur Veränderung, die rein mütterliche Zytoplasmaübertragung, die Gelegenheit zur Fixierung der Veränderungen bieten, sind wir, meiner Meinung nach, im Stande uns ein annähernd richtiges, wenn auch nur in rohen Linien gezogenes, Bild des Verlaufes der Evolution zu gewinnen.

Ebensowenig wie es einen guten Grund gibt anzunehmen, dass die von uns Spezies genannten Gruppen von einem einzigen homozygoten Individuum, oder von einem Paar solcher abstammen, ebensowenig gibt es auch einen Grund anzunehmen, dass nur *eine* Art von Urplasma ausgebildet worden ist. Ja es ist sogar viel wahrscheinlicher, dass verschiedene Arten von Urplasma an verschiedenen Orten sich ausgebildet haben. Ob diese noch kernlos waren, oder ob der Kern in irgend einer Form bereits in den allerersten Manifestierungen des Le-

bens vorhanden war, ist uns unbekannt, sodass wir bei unseren Betrachtungen ausgehen von jener Periode, in der kernhaltige Organismen, den heutigen einfachsten Protisten mehr oder weniger ähnlich, bereits existierten.

Als diese anfangen sich geschlechtlich zu vermehren gab es nicht nur Kernverschmelzung, sondern ebenfalls Zytoplasmaverschmelzung, wie wir solche auch unter den heutigen Flagellaten, z. B. bei *Chlamydomonas*, noch antreffen; es gab sowohl Kernkreuzung wie auch Zytoplasmakreuzung, so dass die Zahl verschiedener Zytoplasmaarten sich in ähnlicher Weise vermehren konnte wie die Zahl verschiedener Arten von Chromosomensätzen sich durch Kernbastardierung vermehren.

Diese Periode der Möglichkeit der Vermehrung der Zahl der Zytoplasma-Arten hat aber nicht lange gedauert; mit der Differenzierung der Gameten in Eizellen und Spermatozoen hat die Plasma-Bastardierung aufgehört und blieb nur die Kernkreuzung uebrig.

Die Wege der Veränderung von Kern und Zytoplasma gingen da auseinander, es entstanden dauernd geschiedene Zytoplasmaströme, Abstammungslinien, welche nie von den weiblichen Kernen verlassen wurden — Zytoplasmaströme, welche alle aufeinanderfolgenden Generationen mit einander vereinigten; und es ist sehr gut möglich, dass es nur der Existenz dieser Ströme zu verdanken ist, dass wir im Stande sind grosse Gruppen von auf einem bestimmten Grundplan aufgebauten Organismen von anderen grossen Gruppen, deren zugehörige Formen einen andren Bauplan gemeinsam haben, zu unterscheiden.

Mit andern Worten: nach dieser Ansicht sollten die grossen Phyla sich in einer weit entfernten Periode ausgebildet haben, zur Zeit als die zytoplasmatische Kreuzung aufhörte; und diese Ansicht stimmt vollständig mit der Tatsache, welche uns durch rezente Funde von Fossilien immer klarer wird, dass wenigstens in der Pflanzenwelt, die grossen Phyla viel früher in der Erdgeschichte ihren Ursprung gefunden haben, als wir vermuteten. Solche Betrachtungen würden uns daher zu der Annahme der Existenz verschiedener Zytoplasma-Arten, wenigstens in den grossen Phyla, führen und das würde z. B. die merkwürdige Tatsache erklären, dass sämtliche Vertebratenskelette aus homologen Knochen aufgebaut sind. Veränderungen innerhalb eines solchen gemeinsamen Bauplans würden dann als Folge von Kernbastardierung stattgefunden haben, durch welchen Vorgang verschiedene Arten von Chromosomensätzen hervorgingen, deren Einwirkung auf

das Zytoplasma, wie wir wohl annehmen dürfen, im Stande gewesen sein mag sowohl progressive wie auch retrogressive Veränderungen zu verursachen, sodass auch die Existenz rudimentärer Organe daraus erklärt werden könnte.

In dieser Weise könnte das Zytoplasma, durch seine einseitige mütterliche Uebertragung, vielleicht das Mittel werden um die streitigen Meinungen einander näher zu bringen, weil es das Substrat sein mag in dem die phylogenetische Geschichte gewissermassen erhalten ist, zwar nicht wie die Anhänger der erblichen Variabilität geneigt sind anzunehmen mittels von der Umwelt stimulierten Engrammbildung, sondern als Folge von Bastardierung.

Natürlich ist das alles grösstenteils Hypothese, sodass ich darauf nicht tiefer eingehen werde; nur möchte ich nachdrücklich betonen, dass die hier vorgetragenen Ansichten sich auf zwei Tatsachen gründen: auf Kreuzung und einseitige mütterliche zytoplasmatische Vererbung, welche beide nicht selten oder nur in der weiten Vergangenheit, sondern täglich und in jeder Generation vor sich gehen, so dass ich nicht umhin kann zu glauben, dass sie einen festeren Grund bieten als irgend welche andere Evolutionstheorie.

Weil wir folglich die beiden Prinzipien, welche jede Evolutionstheorie braucht, das der Veränderung und das der Stabilität, das erstere in der Bastardierung, das zweite in der einseitigen mütterlichen zytoplasmatischen Vererbung, aufgefunden haben, sollten wir die Tragweite dieser beiden Tatsachen in der Wage legen gegenüber der blossen Möglichkeit — erblicher Variabilität — welche andere Theorien anbieten.

Es sei mir gestattet in wenigen Worten den Unterschied zwischen den hier auseinandergesetzten Ansichten und den in andern Evolutionstheorien enthaltenen zusammenfassen. Der *fundamentelle Unterschied* ist, dass die Bastardierungstheorie die Evolution erklärt aus der Tatsache, dass in einen Organismus von andern Organismen herkömmliche Teile einverleibt werden, während die Theorien welche auf erbliche Variabilität gegründet sind, die Evolution einem engrammatischen Einflusse von Umweltreizen zuschreiben.

Meiner Meinung nach ermöglichte **das Auftreten der Geschlechtlichen Fortpflanzung, nicht die Fähigkeit auf Reize zu reagieren, die Evolution.** Ich kann das auch so ausdrücken: dass der Unterschied ein doppelter ist, in so weit als die Bastardierungstheorie

nicht nur die Variabilität durch Bastardierung als Evolutionsprinzip ersetzt, sondern überdies die von den Systematikern als Spezies bezeichneten Gruppen als Reste von früher sehr heterogenen, durch Kreuzung entstandenen Schwärmen betrachtet, und nicht als die Nachkommenschaft eines einzelnen oder zweier, mit Ausnahme des Geschlechtes gleicher Individuen.

Daher sind, meiner Meinung nach, Bastardierung, welche Diversität erzeugt, und Elimination, welche diese Diversität reduziert, die einzigen Prinzipien welche für die Entstehung der von den Systematikern Arten genannten Gruppen nötig sind. Da die Existenz beider bekannt ist, erachte ich diese Ansicht viel einfacher als diejenige DARWIN'S, welche kürzlich von BAUR scharf definiert wurde als die Entstehung kleiner Mutationen durch unbekannte Kräfte und die Akkumulation der nützlichen unter denselben durch natürliche Zuchtwahl. Für mich ist es undenkbar, dass eine Anhäufung solcher kleinen Mutationen, die sich z. B. in einer etwas dichteren Haarbedekung — ein von BAUR angeführtes Beispiel — manifestieren, je eine Rolle in der Evolution spielen könnten; wenn wir im Auge behalten wie gering der Selektionswert eines so geringfügigen Unterschiedes sein muss angesichts der Tatsache, dass weitaus die grösste Ausmerzung sehr früh — sogar bereits im Eizellen- oder Samenstadium — vor sich geht, d. h. also, bevor die Merkmale, welche einem Individuum einen Vorsprung auf seine Konkurrenten geben könnten, sich entwickelt haben. Ueberdies haben wir — wie bereits auseinander-gesetzt wurde — keine Hinweise darauf, dass es die Tüchtigsten, die am besten Angepassten sind, welche im Lebensstreit ueberleben; wir können bloss sagen, dass die Ueberleber ueberleben, und das wird wahrscheinlich — gerade wie bei einem Eisenbahnunfall — mehr von einer glücklichen Lage als von irgend einer besonderen Struktur bestimmt. „Eisenbahnunfälle“, wie das auf einmal Verschlucken unzähliger kleiner Organismen von einem Wal, oder im konstanten Diatomeen-haltigen Wasserstrom, welchen ein Auster in sich hinein-strudeln lässt, sind in der Natur sehr allgemein, und es ist schwer einzusehen, dass eine mögliche Ueberlegenheit in irgend einer Hinsicht verhüten könnte, dass ein damit ausgestattetes Individuum mit verschluckt wurde; noch weit schwieriger aber wie das sich ereignen könnte, falls eine Akkumulation unabhängig von einander entstandener Eigenschaften dazu erforderlich wäre.

Zum Schluss, wie ich bereits bemerkte, weshalb sollte die Natur sich dieser mühevollen Anhäufung von eins für eins entstandenen Eigenschaften bedienen, wenn, sozusagen, die fertigen Produkte ihr in jeder Bastardierung in der erwünschten Diversität angeboten werden? Die Natur schöpft durch Kreuzung und die Kreuzungsprodukte müssen versuchen ihren Weg zu finden; ebensowenig aber wie in der menschlichen Gesellschaft erreichen ausschliesslich die am besten Veranlagten das Ziel.

Der Mensch vermag nichts zu schöpfen, daher soll er auch nichts vernichten; der Verlust jeweiliger wilden Form ist für den Evolutionsforscher ein unheilbarer Unglücksfall, weil er weiss, dass derselbe einen Verlust für immer darstellt und vielleicht einen, der den Schlüssel enthält zu einem der Schlösser des so unendlich verwickelten Evolutionsproblem, in das ich Ihnen in diesen Vorlesungen, wenn auch nur unvollkommen, eingeführt habe.

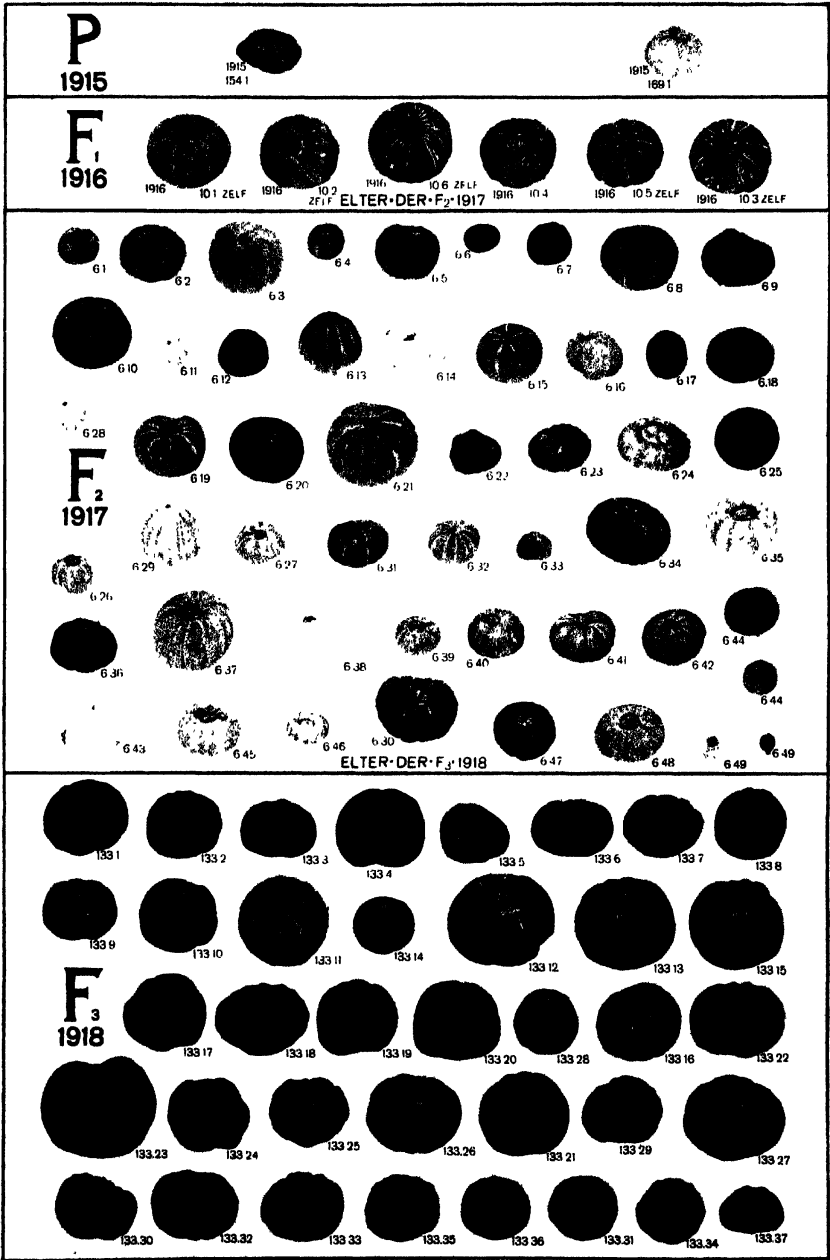
ERKLÄRUNG DER FARBIGEN TAFEL

(P) Die beiden mit einander gekreuzten Kürbissformen.

F_1 Die nicht ganz einheitliche Bastard-generation.

F_2 Die durch Selbstbestäubung der F_1 Pflanze 1916. 10.6 erhaltene sehr polymorphe und polychrome Spaltungsgeneration.

F_3 Die durch Selbstbestäubung der F_2 pflanze 6.30 erhaltene viel einheitlichere nächste Generation.



Kreuzung zweier Kürbiss-formen, die ausgleichende Wirkung der Selection durch Isolirung zeigend. (Weitere Erklrung am Ende des Aufsatzes).

ANHANG

Liste von vermutlichen wilden neu-seeländischen Bastarden unter den Gefässpflanzen

von

DR. L. COCKAYNE

Die von einer Nummer versehenen Bastarde dürfen mit grosser Wahrscheinlichkeit als solche acceptiert werden)

FILICES

Hymenophyllum sanguinolentum × *villosum*.

1. *Hymenophyllum flabellatum* × *rufescens*.

Hymenophyllum peltatum × *tunbridgense*.

2. *Adiantum affine* × *fulvum*.
3. *Hypolepis tenuifolia* × *Dryopteris punctata*.
4. *Pellaea falcata* × *rotundifolia*.
5. *Doodia caudata* × *media*.
6. *Asplenium bulbiferum* × *obtusatum*.
7. *Asplenium bulbiferum* × *Lyallii*.
8. *Asplenium bulbiferum* × *flaccidum*.
9. *Asplenium bulbiferum* × *Hookerianum*.
10. *Asplenium bulbiferum* × *Colensoi*.
11. *Leptopteris hymenophylloides* × *superba*.

(Es gibt wahrscheinlich noch viele weitere Farnbastarde; spezielle Freilandstudien sind aber zur Feststellung derselben erforderlich).

TAXACEAE

12. *Podocarpus Hallii* × *totara*.

Dacrydium Bidwilli × *laxifolium*.

(Möglicherweise gibt es auch Bastarde an die *Podocarpus acutifolius*, *P. Hallii* und *P. nivalis* sich beteiligt haben).

GRAMINEAE

13. *Hierochloe Fraseri* × *redolens*.
14. *Agrostis filiformis* × *pilosa*.
(Es gibt zweifellos viele Bastarde in der zur Zeit noch sehr schlecht verstandenen *Agrostis filiformis*-Gruppe).
15. *Deyeuxia avenoides* × *quadriseta*.
16. *Dichelachne crinita* × *sciurea*.
17. *Deschampsia Chapmani* × *tenella*.
18. *Danthonia flavescens* × *Raoulii* var. *rubra*.
19. *Danthonia crassiuscula* × *flavescens*.
20. *Danthonia pilosa* × *semiannularis*.
21. *Danthonia Buchanani* × *semiannularis*.
(Die *D. semiannularis*-Gruppe umfasst viele Jordanonten und ihre Zusammensetzung wird sich nur durch genetische Untersuchungen feststellen lassen).
22. *Arundo conspicua* × *fulvida*.
23. *Koeleria* spp.
(Es gibt zweifellos Bastarde in dieser Gruppe, aber es ist möglich dass die Arten DOMIN's selber Bastarde oder epharmonische Formen sind).
24. *Poa anceps* × *caespitosa*.
25. *Poa anceps* × *pusilla* var. *seticulmis*.
26. *Poa Colensoi* × *intermedia*.
27. *Poa Kirkii* × *MacKayi*.
28. *Festuca* spp.
(Es gibt zweifellos mehrere Bastarde zwischen den *Festucacae*, jedoch werden nur genetische Untersuchungen in den Stand setzen zuverlässige Resultate zu gewinnen).

CYPERACEAE

29. *Scirpus aucklandicus* × *cernuus*.
(*S. inundatus* besteht wahrscheinlich aus Arten oder Jordanonten und Bastarde zwischen denselben).
30. *Uncinia compacta* × *divaricata*;
(Sehr wahrscheinlich gibt es noch weitere Bastarde in dieser Gruppe, wobei *U. fusco-vaginata* Beachtung verdient).
31. *Uncinia caespitosa* × *purpurata*.
32. *Uncinia caespitosa* × *riparia*.
33. *Uncinia caespitosa* × *rupestris*.

34. *Uncinia caespitosa* \times *filiformis*.
(Auch sonstige Bastardverbindungen zwischen den obengenannten Arten dürften vorkommen).
35. *Carex secta* \times *virgata*.
Carex inversa \times *resectans*.
36. *Carex Gaudichaudiana* \times *subdola*.
Carex Gaudichaudiana \times *ternaria*.
37. *Carex dissita* \times *Lambertiana*.
(Wahrscheinlich auch andere Bastarde in dieser Gruppe; zur Auffindung derselben sind aber sorgfältige Freilandstudien erforderlich).

JUNCACEAE

38. *Juncus polyanthemos* \times *vaginatus*.
(Für diese Gruppe sind aber genetische Untersuchungen und Freilandwahrnehmungen erforderlich).
39. *Luzula pumila* \times ?
(Die Gruppe der kleinen *Luzulae* ist zur Zeit in einem Zustande vollständiger Verwirrung, die sich nur durch genetische Studien wird berichtigen lassen).
40. *Luzula campestris*.
(Diese Gruppe ist zwar in vielen Unterarten geteilt, aber doch zweifellos ein Gemisch vieler Jordanonten oder Arten und deren Bastarde, deren Entwirrung nur mittels langjähriger Experimente möglich wäre).
41. *Luzula ulophylla* \times einer oder mehreren Formen von *L. campestris*.

LILIACEAE

42. *Phormium Colensoi* \times *tenax*.
43. *Astelia Cockaynei* \times *nervosa* var. *sylvestris*
(*Cordyline australis* \times *Banksii* wird kultiviert.)

ORCHIDACEAE

44. *Thelymitra longifolia*
(Setzt sich wahrscheinlich aus mehreren Jordanonten oder Arten und deren Bastarde zusammen).
45. *Pterostylis australis* \times *Banksii*.
46. *Pterostylis australis* \times *graminea*.
47. *Cyrtostylis oblonga* \times *rontundifolia*.

FAGACEAE

- 48. *Nothofagus cliffortioides* × *fusca*.
- 49. *Nothofagus fusca* × *Solandri*.
- 50. *Nothofagus fusca* × *truncata*.
- 51. *Nothofagus Solandri* × *truncata*.
- 52. *Nothofagus cliffortioides* × *Solandri*.

MORACEAE

- 53. *Paratrophis microphylla* × *opaca*.

LORANTHACEAE

- 54. *Elytranthe flavida* × *tetrapetala*.

SANTALACEAE

- 55. *Mida myrtifolia* × *salicifolia*.

POLYGONACEAE

- 56. *Muehlenbeckia australis* × *complexa*.
- 57. *Muehlenbeckia axillaris* × *complexa*.
- 58. *Muehlenbeckia axillaris* × *ephedrioides* = *M. muricatella* Colenso.

RANUNCULACEAE

- 59. *Clematis hexasepala* × *indivisa* "

(S. PAGE hat Bastarde aus fast allen übrigen Species dieses Genus erzeugen können und ihr Vorkommen in der Natur ist wahrscheinlich.)
- 60. *Ranunculus Buchanani* × *Lyallii* = *R. Matthewsii* Cheeseman.

(Ich erhielt kürzlich eine wundervolle Serie von Bastardformen von Herrn J. SCOTT THOMSON, aus Dunedin, welche alle möglichen Uebergangsformen zwischen den beiden sehr verschiedenen Arten zeigte.)
- 61. *Ranunculus gracilipes* × *Sinclairii*.
- 62. *Ranunculus depressus* × *rivularis*.
- 63. *Ranunculus macropus* × *rivularis*.
- 64. *Ranunculus geraniifolius* × *verticillatus*.

MAGNOLIACEAE

65. *Winteria axillaris* × *colorata*.

SAXIFRAGACEAE

66. *Quintinia acutifolia* × *serrata*.

PITTOSPORACEAE

67. *Pittosporum Colensoi* × *tenuifolium*.
 68. *Pittosporum ellipticum* × *tenuifolium* = *P. intermedium* T. Kirk.
 69. *Pittosporum pimeleoides* × *reflexum*.

CUNONIACEAE

70. *Weinmannia racemosa* × *sylvicola*.

ROSACEAE

71. *Rubus australis* × *schmidelioides*.
 72. *Rubus australis* × *parvus* = *R. Barkers* Cockayne.
 73. *Acaena novae-zelandiae* × *Sanguisorbae* var. *pusilla*.
 74. *Acaena inermis* × *microphylla*.
 75. *Acaena inermis* × *Sanguisorbae* vars.
 76. *Acaena microphylla* × *Sanguisorbae* vars.
 77. *Acaena glabra* × *Sanguisorbae* var. *pilosa*.
 78. *Acaena ovina* (Exotische, australische, Art) × *Sanguisorbae* var. *pusilla*.

LEGUMINOSAE

79. *Edwardsia microphylla* × *prostrata*.

RUTACEAE

80. *Melicope simplex* × *ternata* = *M. Mantellii* Buchanan.

CORIARIACEAE

- 81. *Coriaria arborea* × *sarmentosa*.
- 82. *Coriaria lurida* × *sarmentosa*.
- 83. *Coriaria angustifolia* × *lurida*.

ELAEocarPACEAE

- 84. *Aristotelia fruticosa* × *serrata* = *A. Colensoi* Hook. f.

MALVACEAE

- 85. *Plagianthus betulinus* × *divaricatus* = *P. cymosus* T. Kirk.
- 86. *Hoheria angustifolia* × *sexstylosa*.

VIOLACEAE

- 87. *Melicytus micranthus* var. *longiusculus* × *microphyllus*.
- 88. *Hymenanthera crassifolia* × *obovata*.

THYMELAEACEAE

- 89. *Pimelea Gnida* × *longifolia* = *P. Gnida* var. *pulchella* von Cheeseman und viele andere Formen.
- 90. *Pimelea Lyallii* × *prostata*.
- 91. *Pimelea* sp. (= *P. Lyallii* nach Cheeseman's Handbuch, jedoch mit Ausnahme der *P. Lyallii* Hook. f. und *P. aridula* Cockayne) × *prostrata*.
- 92. *Pimelea prostrata* × *sericei-villosa*.
- 93. *Drapetes Dieffenbachii* × *villosa*.

MYRTACEAE

- 94. *Myrtus bullata* × *obcordata* = *M. Ralphii* Hook. f.
Myrtus obcordata × *pedunculata*.

ONAGRACEAE

(Es gibt gewiss mehr *Epilobium*-Bastarden als die unten angegeben).

- 95. *Epilobium Billardierianum* × *junceum* (vielleicht ist *cinereum* der richtige Namen).

- 96. *Epilobium Billardierianum* × *pubens*.
- 97. *Epilobium hirtigerum* × *junceum* (*cinereum*).
- 98. *Epilobium glabellum* × *pubens*.
- 99. *Epilobium glabellum* × *novae-zelandiae*.
- 100. *Fuchsia Colensoi* × *excorticata*.

ARALIACEAE

- 101. *Nothopanax anomalum* × *simplex*
(Ich habe eine schöne von Herrn W. A. THOMSON, Dunedin, in der Nähe von Lake Manapouri gesammelte Formenreihe).
- 102. *Nothopanax arboreum* × *laetum*.
- 103. *Nothopanax arboreum* × *Pseudopanax crassifolium* var. *unifoliolatum*.
- 104. *Nothopanax Colensoi* × *simplex*
(Von Dr. LORSY und Herrn F. G. GIBBS in der Nähe des „Dun Mountain track“ gesammelt).
(*Pseudopanax crassifolium* var. *unifoliolatum* × *P. jerox* ist möglicherweise ein Bastard, der kürzlich von Herrn C. M. SMITH, von de State Forest Service, Invercargill, gesammelt wurde).

UMBELLIFERAE

- 105. *Apium filiforme* × *prostratum*.
- 106. *Aciphylla*.
(Es gibt vielleicht eine grosse Anzahl von Bastarden in diesem Genus; einer derselben, von Herrn W. A. THOMSON im Hunter-gebirge gesammelt könnte *A. congesta* × *Cuthbertiana* darstellen).
- 107. *Anisotome Haastii* × *pilifera* = *A. pilifera* (Hook. f.) Cockayne et Laing var. *pinnatifida* T. Kirk.
Anisotome antipoda × *latifolia* = *A. latifolia* var. *angustata* T. Kirk.
- 108. *Angelica decipiens* × *montana*.

CORNACEAE

- 109. *Corokia buddleoides* × *cotoneaster* = *C. Cheesemanii* Carsen.

ERICACEAE

- 110. *Gaultheria antipoda* × *perplexa*.

111. *Gaultheria antipoda* \times *oppositifolia*.
112. *Gaultheria oppositifolia* \times *rupestris* = *G. jagifolia* Hook. f.,
oder diese Form stellt *G. antipoda* \times *oppositifolia* dar.

EPACRIDACEAE

113. *Cyathodes acerosa* umfasst zweifellos mehr als eine Art und zwischen denselben gibt es wahrscheinlich viele Bastarde.
114. *Dracophyllum longifolium* \times *montanum*.
115. *Dracophyllum Lessonianum* \times *longifolium*.

GENTIANACEAE

(Es gibt zweifellos viele Bastarde zwischen den *Gentiana*-arten, aber viele genaue Freilandstudien werden erforderlich sein bevor zuverlässige Schlüsse gezogen werden können. Zur Zeit ist es in den meisten Fällen irreführend zu versuchen die Enzianen nach einzelnen Spezimina zu identifizieren).

116. *Gentiana bellidioides* \times *patula*.
117. *Gentiana bellidioides* \times *divisa*.
118. *Gentiana corymbifera* \times ?

APOCYNACEAE

119. *Parsonsia capsularis* \times *heterophylla* = *P. capsularis* var. *grandiflora*, var. *grandifolia* und andere Formen.

BORRAGINACEAE

120. *Myosotis pygmaea* ist ein Aggregat, aus mehr als einer Art und sehr vielen Jordanonten und deren Bastarden zusammengesetzt, aber ohne Freilandstudien und genetische Forschung ist eine Analyse unmöglich. Auch gibt es wahrscheinlich noch mehrere Bastarde zwischen andern Arten dieses Genus.

SCROPHULARIACEAE

(Der Gattungsname *Hebe* ist hier auf sämtliche Bäume und Sträucher, welche früher zur Gattung *Veronica* gerechnet wurden, angewandt).

Hebe speciosa.

(Es gibt viele Gartenbastarde, welche diese Art als einen der Eltern haben).

121. *Hebe Dieffenbachii* × *Dorrien-Smithii*.
122. *Hebe macroura* × *salicifolia* var. *communis* = *H. divergens* (Cheeseman) Cockayne.
123. *Hebe elliptica* × *salicifolia* var. *communis* = *H. amabilis* (Cheeseman) Cockayne und ihre var. *blanda* Cheeseman.
124. *Hebe elliptica* × *salicifolia* var. *communis* = *H. Lewisii* (J. B. Armstrong) Cockayne, vielleicht aber ein Gartenbastard.
125. *Hebe angustifolia* × *salicifolia* var. *atkinsonii* = × *H. Simmonsi* Cockayne.
126. *Hebe angustifolia* × *salicifolia* var. *communis* = *H. gracillima* (Cheeseman) Cockayne und viele andere Formen.
Hebe angustifolia × einer oder mehreren schmalblättrigen *Hebe*-arten.
127. *Hebe chathamica* setzt sich wahrscheinlich aus mehreren Arten, deren Jordanonten und Bastarden zusammen, es ist ein erstaunliches Gemisch!
128. *Hebe parviflora* × *salicifolia* var.
129. *Hebe leiophylla* × *salicifolia* var. *communis* = *H. Kirkii* (J. B. ARMSTRONG) Cockayne, und andere Formen.
130. *Hebe leiophylla* × *Traversii*.
Hebe buxifolia × *Menziesii*.
131. *Hebe buxifolia* × *lycopodioides* und wahrscheinlich noch andere Peitschenschnur *Hebe*'s, deren eine = *H. cassinioides* (PETRIE) Cockayne.
132. *Hebe glaucophylla* × *Traversii*.
133. *Hebe glaucophylla* × *monticola*.
134. *Hebe monticola* × *Traversii* und wahrscheinlich auch mit anderen Arten.
135. *Hebe laevis* × *salicifolia* var. = *H. Carsii* (PETRIE) Cockayne, und andere Formen.
136. *Hebe laevis* × *tetragona*.
137. *Hebe pimeleoides* × *salicifolia* var. *communis* = *H. Dartoni* (PETRIE) Cockayne, und wahrscheinlich andre Formen.
138. *Hebe Buchanani* × *pinguifolia* = *H. Buchanani* (Hook. f.) Cockayne var. *major* Cheeseman, und andre Formen.
139. *Hebe carnosula* × ? erzeugt eine Menge verschiedener Bastardformen.
140. *Hebe epacridea* × *Haastii*.
(Es gibt wahrscheinlich noch viele weitere *Hebe*-arten, welche Bastarde bilden).
141. *Veronica diffusa* × *Lyallii*.
Veronica diffusa × *lanceolata*.

142. *Veronica Hookeriana* \times *Lyallii* = *V. Olseni* Colenso.
 143. *Veronica Lyallii* \times einer Peitschenschnur Hebe =
Veronica loganioides J. B. ARMSTRONG.
 144. *Ourisia caespitosa* \times *glandulosa* = ? *O. prorepens* Petrie, z. Teil.
 (Es gibt wahrscheinlich noch weitere *Ourisiabastarde* aber ich hatte keine genügende Gelegenheit die Frage im Freiland zu studieren).

PLANTAGINACEAE

Plantago Brownii \times *lanigera*.

RUBIACEAE

- (Es gibt gewiss mehr *Coprosma*bastarde als unten aufgeführt).
 145. *Coprosma propinqua* \times *robusta* = *C. Cunninghamii* Hook. f.
 146. *Coprosma Colensoi* \times *foetidissima*.
 147. *Coprosma Banksii* \times *Colensoi*.
 148. *Coprosma parvifolia* \times ?

CAPRIFOLIACEAE

149. *Alseuosmia linariifolia* \times *quercifolia*.
 150. *Alseuosmia Banksii* \times *quercifolia*.
 151. *Alseuosmia Banksii* \times *linariifolia*.

CAMPANULACEAE

152. *Wahlenbergia gracilis* Cheeseman. non A.DC.
 (Die durch diesen Namen angedeutete Gruppe enthält zweifellos mehrere Arten und deren Hybriden).

STYLIDIACEAE

153. *Phyllachne clavigera* \times *Colensoi*.

COMPOSITAE

154. *Lagenophora petiolata* \times *pumila*.
 155. *Brachycome pinnata* \times *Sinclairii*.
Olearia chathamica \times *semidentata*.

156. *Olearia angustifolia* × *Colensoi* = *O. Traillii* T. Kirk.
157. *Olearia arborescens* × *capillaris*.
158. *Olearia arborescens* × *lacunosa*.
159. *Olearia arborescens* × *macrodonta*.
160. *Olearia ilicifolia* × *macrodonta*.
161. *Olearia ilicifolia* × *moschata*.
162. *Olearia ilicifolia* × *lacunosa* = *O. suavis* Cheeseman, und andre Formen.
163. *Olearia cymbifolia* × *nummularifolia*.
164. *Olearia avicenniaefolia* × *odorata* = *O. Willicoxii* Petrie.
165. *Olearia avicenniaefolia* × *oleifolia*.
166. *Olearia excorticata* × *ilicifolia*.
167. *Olearia Haastii* × *moschata*.
168. *Olearia Haastii* × *oleifolia*.
169. *Olearia* (Shawia) *coriacea* × *Forsteri*.
170. *Celmisia discolor* s. *l.* × *Walkeri*.
171. *Celmisia discolor* s. *l.* × *brevifolia*.
172. *Celmisia densiflora* × *prorepens*.
173. *Celmisia incana* × *intermedia*.
174. *Celmisia coriacea* × *Traversii* = × *C. Morrisonii* Cockayne und andre Formen.
175. *Celmisia coriacea* × *petiolata*.
176. *Celmisia coriacea* × *Lyllii*.
177. *Celmisia coriacea* × *verbascifolia*.
178. *Celmisia coriacea* × *spectabilis* = × *C. Christensenii* Cockayne, *C. Boweana* Petrie und andre Formen.
179. *Celmisia coriacea* × *gracilentata*.
180. *Celmisia Lyallii* × *spectabilis* = *C. pseudo-Lyallii* (Cheeseman) Cockayne.
181. *Celmisia petiolata* × *verbascifolia* = *C. lanigera* Petrie und andre Formen.
182. *Celmisia petiolata* × *spectabilis* = *C. mollis* Cockayne.
183. *Celmisia gracilentata* × *spectabilis*.
184. *Celmisia gracilentata* × *Monroi*.
185. *Gnaphalium trinerve* × *Helichrysum bellidioides*.
186. *Gnaphalium keriense* × *Lyllii*.
187. *Gnaphalium keriense* × *subrigidum*.
188. *Gnaphalium Mackayi* × *Traversii*.
189. *Raoulia apice-nigra* × *australis*.

190. *Raoulia australis* × *lutescens*.
191. *Helichrysum bellidioides* × *prostratum*.
192. *Helichrysum bellidioides* × *glomeratum* = *H. Purdiei* Petrie.
193. *Helichrysum bellidioides* × *Sinclairii* = *H. Fowerakeri* Cockayne.
194. *Helichrysum coralloides* × *Selago*.
195. *Cassinia fulvida* × *leptophylla*.
196. *Cassinia fulvida* var. *montana* × *Vauvilliersii*.
197. *Cassinia albida* × *fulvida* var. *montana*.
198. *Cassinia albida* × *Vauvilliersii*.
199. *Craspedia*.
 Es gibt in dieser Gattung mehrere noch nicht genau definierte Arten
 und Bastarde zwischen denselben.
200. *Cotula lanata* × *plumosa* = *C. propinqua* Hook. f.
201. *Cotula pectinata* × *sericea*.
202. *Cotula dioica* × *pulchella*.
Cotula obscura × *pulchella*.
203. *Senecio bellidioides* × *Monroi* = *S. Christensenii* Cockayne.
204. *Senecio Haastii* × *southlandicus*.
205. *Senecio Lyallii* × *scorzoneroides*.
 (Ein Bastard zwischen *Senecio Hectori* und irgend einer andren Art ent-
 stand in Dr. HUNTER's Garten. In Herrn W. A. THOMSON's Garten
 findet sich ein Bastard, der als einen der Eltern *S. perdiciooides* hat).

ADDENDA

206. *Asplenium flaccidum* × *Richardi*.
207. *Metrosideros robusta* × *tomentosa*.

ON THE ACTUAL EXISTENCE OF LEPORIDES

by

K. KUIPER

(Director of the Zoological Gardens at Rotterdam)

In the *American Naturalist* of May-June 1925, Vol. 59, p. 280—283, Prof. CASTLE denies the possibility of the obtention of Hare-Rabbit crosses because experiments by Japanese investigators in this direction have completely failed. As it was known to my scientific friends that such had actually been obtained — as Dr. LORSY had told Prof. CASTLE already — by Mr. HOUWINK in Meppel, I was urged by them to settle this point once and for all by a short account of his experiments.

As a rule I am no friend of a publication of experiments still in progress, and for this reason I abstained from the publication of the preliminary results of various experiments conducted during the years that I acted as scientific assistant to Mr. HOUWINK.

As, however, Mr. HOUWINK's experimental garden was definitely closed in 1921 and the material in it distributed over different scientific institutions such as the Agricultural University College at Wageningen and the Dutch Genetic Association, it appeared desirable to Dr. LORSY, who during a series of years had advised Mr. HOUWINK as to the best way to conduct his experiments, as well as to me, to publish the results so far obtained. This has been done in a number of articles in *Genetica*.

An exception was however made for the Hare-Rabbit crosses because the living material of this experiment had been sent to Prof. HONING in Wageningen, where it is still an object of study. In 1924, however, Dr. LORSY, urged to do so by an English correspondent, gave a short account of Mr. HOUWINK's Hare-Rabbit crosses in *Fur and Feather*.

As this publication has evidently not come under the eyes of Prof.

CASTLE, I consider it my duty to give a detailed account of Mr. HOUWINK's Hare-Rabbit crosses, to settle once and for all the real existence of such hybrids; a more extensive account of the further progress of the experiment will ere long be given by a student of Prof. HONING.

Mr. HOUWINK's experimental garden was surrounded by a wall so that entrance to it could be obtained only by a door under lock and key. The rabbit-pen was a modern construction, a rather long wooden well built shed, with two rows of cages the one above the other, in front of which ran a passage closed by glass. Entrance to this passage could be obtained by a door at either end.

The cages were separated from one another by walls. In the partitions between some of these cages there was a sliding door, by which they could be brought into communication with one another.

Animals used in the experiments were always put in their cages in the presence of both Mr. HOUWINK and myself.

Already before I became Mr. HOUWINK's assistant, this gentleman had successfully paired the wild Hare with the domestic Rabbit in the years 1915—1917.

A blue Viennese Rabbit served as the mother (Exp. 250 : 253.1 ♀ Blue Viennese Rabbit × 245.1 ♂ Hare). All of the 4 F₁ animals 250 1—4 born in 1915 were as tame as domestic rabbits, the coat resembled closely that of the hare; on the back the woolly undercoat was of a bluish colour. The type was that of a rabbit. According to Mr. HOUWINK's account the colour and the taste of the meat resembled that of the hare. I examined the skins in 1918.

While the colour of the Blue Viennese Rabbit is genetically complicated, as was proved again by the complicated segregation in F₂, the experiment was repeated with white rabbits.

This experiment I have seen myself and controlled.

The hare-material consisted in 1918 of two males to wit Nos. 261.1 and 275.1 and two females 276.1 and 279.1. To these were added in succeeding years the male hares 532.1; 533.1 and 550.1. There have consequently been 5 male and 2 female hares. The source of these hares — all wild ones — was exactly known, while moreover an investigation of their external characters as well as a post mortem examination of their skulls proved them to be pure hares.

It is very difficult to keep wild hares alive in small cages during a

considerable time, so that only one of them no. **275.1** ♂ survived em-
prisonment during a number of years and lived together and paired
with two tame rabbits. As far as we know it refused to pair with
wild rabbits, or at least produced no offspring with them. Once
I have, under due precautions, removed a testicle from this animal
and tried to fertilise a wild rabbit with the sperm from it, suspended
in physiological salt solution heated at 37° C. That the chance of
success in view of the fact that the rabbit ovulates only shortly after
coitus, was exceedingly slight, was at that time unknown to me.
At the time of the removal of one of its testicles the hare had already
fertilised the white rabbits mentioned below.

In 1918 a litter of 7 young hybrids was obtained from the cross
White Viennese Rabbit ♀ (**426.1**) × Hare ♂ (**275.1**) (Experiment **388**).
Unfortunately the mother neglected its youngs and the litter died
soon after birth.

Previous to this birth the hare had lived about three weeks with the
mother. Later in this season the Hare **275.1** ♂ was paired with the white
Angora Rabbit ♀ **326.1**. During the whole of the summer of 1918 and
the succeeding winter and spring these two animals remained together
until on the 26th of June 1919 two hybrids were born (Nos. **378.1**
and **378.2**). These fortunately differed as to sex. No. **378.1** ♂ was a
little darker than the father, **378.2** ♀ had exactly the colour of the
father. As could be expected these animals had a short coat; in
general habit they resembled a rabbit.

From these F_1 's 34 children were obtained at different births,
the first litter (Exp. **583**) born Febr. 26th 1920 consisting of 9, the last
one born July 25th 1921 of 4 members; they showed considerable
segregation.

Only the birth of the last litter was not controlled by me, as at that
time I was already connected with the Zoological Gardens at Rotter-
dam.

That the fertility of these leporides left nothing to be desired,
follows further from the fact that from **583.3** ♀ × **583.5** ♂ (Experim.
626) 4 F_3 animals (**626** 1—4) were born on January 1st 1921; 6 F_3
animals from **583.13** ♀ × **583.12** ♂ (no. **627** 1—6) on February 7th
1921, 4 neglected young ones in experiment **628** from **583.14** ♀ ×
583.12 ♂ on February 6th 1921 and 4 other young ones from the same
parents on March 18th 1924; further in Exp. **641** on April 19th 1921

5 stillborn young ones (641.1—5) from 583.3 ♀ × 583.1 ♂ and from the same parents 4 young ones (641.6—9) which reached adult age on Juli 20th 1921 and 5 young ones (648.1—5) on July 10th 1921 in Exp. 648 from 583.13 ♀ × 583.1 ♂.

In the autumn of 1921 the survivals of these experiments have been sent to Prof. HONING in Wageningen.

The skins and skulls of the animals which had died and which had been carefully prepared remained in the possession of Mr. HOUWINK but were unfortunately almost completely destroyed in a fire which broke out in his house. Fortunately the card-catalogue was saved, so that the course of the experiment could be recorded here.

The further description of the material of these experiments I leave to others, I only wanted to put on record the obtention of the leporides. I hope that this short communication will convince even the most inveterate sceptics of the fact that fertile hybrids between the wild Hare and the domestic Rabbit have actually been obtained.

Rotterdam, December 20th, 1925.

EINIGES UEBER DIE CORRIEDALE-SCHAFE NEU SEELANDS

von

J. P. LOTSY

(Schluss)

Wie schon im ersten Teile dieser Mitteilung (S. 324—333) erwähnt, wurde mir wiederholt versichert, dass die Corriedale's, trotzdem sie den F_1 Tieren so ähnlich sehen, dass sogar auf einer der diesjährigen Ausstellungen ein betrüglich als ein Corriedale angebotenes F_1 Tier den ersten Preis für Corriedale's erhielt, dennoch constant seien.

Die erste richtige Auskunft erhielt ich durch einen Neu Seeländer, der nicht an der Schafzucht beteiligt war, sondern sich, auf meine Bitte hin, an einen bekannten Züchter wandte.

Die Antwort war:

„Re Corriedale Sheep”

25 per cent kept for 1st class stud purposes

40 per cent kept for flocks and 2d class stud purposes

Remainder: culls for breeding cross-breds for fattening

Further culling to take place in the future among the first lot.

Von der ersten Generation (F_1) wird also nur 25 % ungefähr als erstklassige Zuchttiere behalten, und in jeder weiteren Generation weiter selectirt.

Das sah schon einem wirklichen Constant-sein sehr wenig ähnlich.

Dass sogar in sehr lange durchgezüchteten Corriedale's noch Spaltung stattfindet geht daraus hervor, dass Mr. T. H. LITTLE von der Hui-Hui Estate in Harden mich versicherte dass unter 500 Widder ungefähr 2 mit mehr oder weniger grossen Hörnern auftreten d. h. ein Merkmal, das nur einem der beiden Elternrassen, den Merino's, eigen ist; dass auch ein anderes Merkmal der Merino's: „zu kurze Wolle an den Flan-

ken" und ueberdies (ein Merkmal des andern Elters, des Leicesters), „hairy breeches", noch immer trotz strengster Selection in jeder Generation nicht ausgemerzt werden konnte.

Mir lag nun viel daran selber Corriedale-Züchten zu besuchen. Auch in dieser Hinsicht erfreute ich mich wieder der Hilfe der Neuseeländischen Regierung und wurde ich am 6ten Mai von Mr. WARD — Agricultural Inspector — und von Mr. MACKENZIE — Chief Stock Inspector — von Christchurch abgeholt um auf eine zweitägige Autofahrt möglichst verschiedene Züchten zu sehen.

Nach zweistündiger Fahrt stiegen wir bei Herrn A. TODD in Waipare ab um seine Merino-Lincoln Corriedale's zu sehen.

Diese Zucht wurde bereits von Herrn TODD's Vater angefangen und nie sind darin andere Rassen als Merino's und Lincolns verwendet worden.

Die Merino-Mutterschafe mit denen die Zucht anfang wurden, nebst einigen Merino-Widdern, s. Zt. von Mr. WATSON-SHENNAN in Otago, aus einer noch jetzt als Flock 9 im 1923er Flockbook eingeschriebenen Herde, angekauft und ein Teil derselben bis zum heutigen Tage zu weiterer Merino Reinzucht benutzt. Dies war unumgänglich da man — wie schon bemerkt — zur Zeit in Neu Seeland kaum mehr Merino-Mutterschafen kaufen kann. Es bilden nämlich die Merino's die einzige Rasse die man im Gebirge halten kann, da nur sie schlaue genug sind um bei nahenden Schneestürmen Schutz zu suchen unter ueberhängenden Felsen u. s. w., während alle andere Rassen vom Schnee ueberfallen and verschüttet werden.

Die zu seiner Zucht erforderlichen Lincoln Widder kauft Mr. TODD und zwar immer von „The New Zealand and Australian Land Company's Studfarm", Moeraki Estate, Hampden Otago (Flock no. 1, Flockbook 1923), einer für Reinzucht dieser Rasse bekannten Bezugsquelle.

Mr. TODD fängt nun damit an, dass er Merino Mutterschafe mit Lincoln Widdern kreuzt. *Trotzdem beide Rassen schon lange in und in gezüchtet waren, sind doch seine F_1 Generationen, seiner eigenen Mitteilung nach, nicht homogen, sondern im Gegenteil recht heterogen, zumal in Bezug auf die Eigenschaften der Wolle, und „variiren" von fast reiner Merino-wolle bis zu fast reiner Lincoln-wolle, wenn auch die grosse Mehrheit der F_1 Generation intermediär ist. Dieser Prozentsatz von intermediären Tieren ist aber in verschiedenen Jahren verschieden.*

Zur Zeit meines Besuches war keine frisch erhaltene F_1 Generation mehr vorhanden, da die Selection schon ausgeführt worden war, sondern nur ein Gemisch ausgewählter F_1 und F_2 Tieren, d. h. von solchen Exemplaren dieser Generationen als dem gewünschten intermediären F_1 Typus am nächsten kamen. Als ich sogar unter diesen ausgewählten Tieren noch einige mit „hairy breeches“ bemerkte und fragte weshalb diese zur Weiterzucht behalten wurden, bekam ich die Antwort, dass eine zu scharfe Selektion eine zu geringe Zahl von Zucht-tieren uebrig lassen würde.

In F_2 wird nun scharf selektirt auf Tieren, welche dem gewünschten intermediären F_1 typus möglichst ähnlich sind, so scharf, dass es sogar vorkommt dass eine ganze F_2 , als zur Weiterzucht untauglich, als Schlachtvieh verkauft wird; in sehr günstigen Fällen dagegen kann etwa die Hälfte der F_1 Generation zur Weiterzucht verwendet werden, meistens aber nur etwa 20 %, eine Prozentzahl die mit den 25 % des zuerst befragten Züchters ja ganz gut uebereinstimmt.

In jeder folgenden Generation wird nun die Selektion fortgesetzt: stets versucht man den intermediären F_1 Typus möglichst nahe zu bleiben.

Wir uebernachteten im Great Northern Hotel, einem ganz einfachen Gasthause, in Waikiri, etwa 6 Meilen von der Estate des Herrn TODD und besuchten am nächsten Morgen eine, in der Nähe gelegene, Farm eines Mr. BRUCE.

Hier sah ich eine F_1 Merino ♀ \times Leicester ♂, leider auch nachdem die ungeeigneten Tiere bereits entfernt waren; dennoch gab es unter diesen noch eins dessen Wolle mehr in die Richtung der Merino's ging und eins mit „hairy breeches“ d. h. mit Leicester-ähnlicher Wolle an den Hinterbeinen.

Von den 270 in diesem Jahre gezüchteten F_1 -Tieren wurden 70 ausgeschieden und die 200 andere als Gebrauchstiere gehalten; hätte er sie zur Weiterzucht verwenden wollen, so hätte er, so sagte mir Mr. BRUCE, wenigstens noch 50 % von diesen ausscheiden müssen.

Diese Farm züchtet denn auch keine Corriedale's, sondern nur Halbbluttiere, unter welcher Bezeichnung man aber auch den F_1 Tieren ähnliche F_2 Tiere versteht, was in manchen Fällen auch wohl richtig sein mag, da beide wohl in ähnlicher Weise heterozygot sein mögen.

Was der Neu Seeländer eigentlich unter Halbblut und was er unter Corriedale versteht ist mir nicht recht klar geworden. Aus dem vorigen

Satze geht schon hervor dass die Bezeichnung Halbblut nicht auf F_1 Tiere beschränkt ist; weshalb aber ein, dem gewünschten F_1 Typus ähnliches, F_2 Tier kein Corriedale ist, ist nicht recht klar; vermutlich weil es noch nicht genügend eingezüchtet ist und deswegen die *vermeintliche* Constanz noch nicht erworben hat.

Auf unserer Weiterfahrt hielten wir einige Augenblicke bei einem Mr. MORRIS an, der so freundlich gewesen war eine Anzahl von seinen Corriedale's für mich zusammen zu treiben; unter diesen gab es eins, das *sehr* stark nach der Leicester-seite hinneigte.

Sehr interessant war ein Besuch bei Mr. WHITE der von angekauften Corriedale's ohne weitere Selection weiterzüchtete und die Nachkommen als Gebrauchstiere verkaufte. Vermutlich waren die angekauften Tiere, viele von diesen von Mr. LITTLE herrührend, die van den Corriedale-Züchtern ausgeschiedenen. Hier konnte man erst recht sehen, dass von einer Constanz keine Rede sein konnte, denn einige waren „too course in the britch“, andere hatten braune Flecke, wieder andere ein kleines Horn, noch andere neigten zu viel nach der Leicester- oder, auch in andern als das Horn-merkmal, nach der Merino-seite hin.

Etwas vor der lunch trafen wir bei Mr. LITTLE auf dessen Hui-Hui Estate in Harpenden ein. Leider hatte auch dort die diesjährige Auslese schon stattgefunden. Von verschiedenen Seiten wurden uns die Heerden zugetrieben, die aus in der Tat prachtvollen Tieren eines auffallend einheitlichen Typus bestanden.

Dass aber auch hier die Constanz nicht vollkommen war, ging daraus schon hervor, dass Mr. LITTLE aus seinen grossen Heerden zwar wohl zwei Widder, welche einander wie zwei Tropfen Wasser glichen (Fig 1) aber nicht 4 unter sich eben so gleichmässige Mutterschafe für die Wembly-Ausstellung hatte zusammensuchen können.

Auch teilte er uns mit, dass *trotz strengster Selektion in jeder nachfolgenden Generation* dennoch „hairy breeches“ (vom Leicester) „zu kurze Wolle auf den Flanken“ (vom Merino), Hörner, ebenfalls vom Merino, noch immer in geringer Prozentzahl in seinen Zuchten auftraten.

Aus dem allen war mir klar geworden:

Dass die Corriedale's, die so sehr dem besten Typus der F_1 Tiere gleichen, dass einem F_1 Tier von diesem Typus den ersten Preis für Corriedale's zugewiesen wurde, dennoch keine constante Rasse sind, sondern nur durch strenge Zuchtwahl und Selektion anscheinend constant gehalten

werden, und dass das Resultat von der Begabung des Züchters, von der Kunst also, abhängig ist.

Worin besteht nun diese Kunst, welche man definiren kann als das fortwährend wieder erzielen eines intermediären F_1 Typus aus seinen Spaltungsproducten?



Zwei einander sehr ähnliche Corriedale-Widder.

Es lag auf Hand sie für dem Verfahren analog zu halten, das bei der Züchtung von blauen Andalusier-Hühnern verwendet wird.

Bekanntlich braucht man dort nur die beiden Spaltungsproducten: die schwarzen und die schwarz-weißen mit einander zu paaren um wieder die gewünschte blaue intermediäre Farbe herzustellen, eine Farbe, die, da sie eben auf Heterozygotie beruht, nicht constant gezüchtet werden kann.

Etwas ähnliches ist beim Shorthorn-Vieh bekannt wo ein bestimmtes Rot mit Weiss gepaart „red-roan“ giebt, und bei der Kreuzung vom schwarzen Aberdeen-Angus Vieh mit weissen Shorthorns, das ein „blue-roan“ ergibt.

Ich schloss also, dass bei der Corriedale Zucht etwas ähnliches wie bei der Zucht von blauen Andalusiern und den andern oben genannten Beispielen vorkommen müsste, nl. ein stets wieder mit einander Paaren von, nur dem Züchter erkennbaren, sich complettirenden Spaltungsproducten und dass die Erhaltung des Resultats hier vermutlich durch Polymerie erleichtert wird, sowie durch die Anwesenheit gewisser identischer Factoren bei beiden Elternrassen. Wie aus nachfolgender Literatur-studie hervorgeht fand ich, nach Hause zurückgekehrt, diese Schlussfolgerung berechtigt.

ZÜCHTEN VON MERINO × LANGWOLL-KREUZUNGSPRODUKTE IN EUROPA

Nach Mr. HOLFORD (The Corriedale, S. 9) soll diese Kreuzung schon von den Römern ausgeübt worden sein. Später wurden auch in Spanien solche Bastarde gezogen und um 1760 herum von einem Franzosen Leicester Widder von BAKEWELL gekauft um diese mit Rambouillet (Merino's) Mutterschafen zu kreuzen; aus dieser Kreuzung gingen die Dishley-Merino's dann hervor.

Vor etwa 100 Jahre hat Lord WESTERN solche Kreuzungen in England gemacht und die Producte auf den „Smithfield Shows“ ausgestellt. Darüber schreibt er an Lord SPENCER:

„My object then, may be familiarly stated to be the placing of Merino wool upon Leicester carcase; perhaps not exactly resembling the short finest clothing wool of Saxony, but a fine combing wool, superior to any that has heretofore been grown. . . . The means which I use are an intermixture of various breeds of longwool sheep with the pure Merino, the latter of which by attentive efforts of many years I have so improved in carcase that they have become an exceedingly different animal in point of substance and size, to those which are generally seen. I have now a flock of about one hundred breeding ewes of this crossbred species, and they certainly so closely resemble each other in their countenances, the appearances of their wool and their relative sizes, that no variable character can be discerned among them; certainly I may say, quite as little as is to be found in other flocks which are stated to be of a pure specific breed“.

Besonders interessant ist hier die Angabe, dass sich durch blosse Selection innerhalb der Merino-rasse die Körperform (das Carcass) schon sehr bedeutend verbessern liess, so dass, da auch die Neu Seeländischen Züchter wohl von solchen verbesserten Merino's ausgegangen sein werden, die gute Körperform der Corriedale's wohl nicht ausschliesslich von den, bei der Kreuzung verwendeten, Langwollrassen herkommen wird, sondern wenigstens z. Th. von *beiden* Elternrassen, was natürlich die Beibehaltung derselben in der folgenden Generation erleichtern muss.

Falls nun auch in der Wolle von beiden Elternrassen identische Factoren vorhanden wären, würde auch das die Beibehaltung der intermediären Formen erleichtern, und dass so etwas wohl vorliegen mag, bin ich geneigt zu schliessen aus der Vorliebe vieler Corriedalezüchter für Lincoln's als Widder, weil ein Blick auf das Vlies eines Lincoln zeigt, dass dieses dem des Merino's bestimmt näher steht, wie die Leicester-schafe. Ueberdies sind, wie aus dem oben erwähnten Fall der Dishley-Merino's hervorgeht auch wohl Leicester-Factoren bei den Merino's vorhanden; darauf weist schon das bisweilige auftreten sehr Leicester-ähnlicher Tiere in der F_1 der Kreuzung Merino \times Leicester hin.

Am wichtigsten für die uns interessirende Frage sind die von BAUR und KRONACHER erhaltenen Resultate, die völlig mit meiner Auffassung uebereinstimmen, aber einen Schritt weiter gehen, indem sie die von mir bloss vermutete Züchtungsweise, das immer wieder Zusammenbringen der Spaltungsproducte der F_1 Bastarde, tatsächlich nachweisen konnten.

In der Deutschen Landwirtsch. Presse vom 22 Nov. 1919 besprechen BAUR und KRONACHER nl. auf S. 713/14 die Frage ob es constante intermediäre Bastarde in der Schafzucht giebt. Besonders in der Schafzucht ist die Beantwortung dieser Frage von Wichtigkeit, da man auch in Deutschland danach strebt ein möglichst gutes Wolle-Fleischschaf zu züchten.

„Zu diesem Zwecke werden vielerorts aus Kreuzung von Merino-Herden mit weissköpfigen englischen Fleischschafen entstandene Rassentypen nach Art der Dishley-Merino's und der neu erzüchteten „Meles“ verwendet oder es werden Merino-Herden mit Böcken genannter Zuchtrichtungen gepaart. Während man nun zur Ausführung letztgenannten Zuchtverfahrens den Dishley-Merinos bereits den Charakter einer nach Richtung der Vererbungs-fähigkeit ihrer meistgeschätzten Eigenschaften einiger-massen konsolidirten Rasse zuerkannt hat, werden gegen die

Zweckmässigkeit der Verwendung der ähnlich gearteten „Meles“, die aus Kreuzung von Merinos mit Leicester-Böcken mit nachfolgender Anpaarung der Kreuzungstiere hervorgegangen sind, verschiedentlich mehr oder minder starke Bedenken laut, und lebhaft Äusserungen für und wider diese Zuchtrichtung füllen zurzeit die Spalten der Fachpresse“.

„Dieser Kampf zweier Richtungen muss den Tierzucht- und Vererbungsforscher . . . sehr lebhaft interessiren. So wird von der einen Seite behauptet, dass der „intermediäre“, also die Mitte zwischen den Extremen der beiden Ursprungsrassen haltende, Wollcharacter der „Meles“ bei der Weiterzucht im allgemeinen *beständig* sei; auch dass es bei Kreuzung zwischen Merino-Herden mit Mele-Böcken, die sich ja in ihrem Wollecharacter schon näher stehen als die Rassen, aus denen die Meles selbst entstanden sind, durch Anpaarung der Kreuzungstiere und ihrer Nachkommen gleichfalls gelingt, dauernd zu einem der Meles ähnlichen Wollecharacter in den ungezüchteten (soll wohl wissen: umgezüchteten) Herden zu gelangen.“

BAUR und KRONACHER „sahen eine mit Mele-Böcken in Umzüchtung begriffene Merino-Herde, eine weitere mit Cotswold-Böcken in Umzüchtung begriffene und endlich auch eine grosse Mele-Stammzucht, die durch ungefähr 1 Jahrzehnt aus Mele-Leicester Kreuzung aufgebaut ist.

„Was zunächst in die Augen sprang war, wie das ja auch bei zahlreichen anderen Rassekreuzungen beobachtet ist, die ueberraschende Entwicklungsfreudigkeit und Grosswüchsigkeit der F_1 Tiere. . . .

Was dann das erbliche Verhalten der einzelnen Körpermerkmale bei den Kreuzungen anlangt so handelt es sich . . . bei den verschiedenen für die einzelnen gekreuzten Rassen kennzeichnenden Körperbildungen und besonders auch bei den Wollecharacteren offenkundig um mendelnde d. h. nach ihrer Anlage im Erbgange durchaus selbständig sich verhaltende Eigenschaften. Das ergibt sich ohne weiteres aus dem Wiedererscheinungstreten reiner, extremer Charaktere der Stammrassen bei einzelnen Individuen der F_2 Generation und späterer Generationen.

In F_1 scheint ein Teil der Eigenschaften, wie einzelne für die Fleischleistung wichtige Körperformen, sich sehr weitgehend dominant zu verhalten; für die Mehrzahl, im besonderen die Wollbildung, Feinheitsgrad, Tiefe der Wolle, Dichtigkeit des Standes u. s. w., ist aber durchaus intermediäres Verhalten fest zu stellen.

Dieser im Ganzen intermediäre Charakter der Wolle der F_1 Tiere ist nun aber auch bei der weitaus ueberwiegenden Menge der von uns untersuchten F_2 Tiere und in den weiteren Generationen ein ziemlich gleichmässiger.

Die Meles bei denen sich uebrigens auch am einzelnen Tier im allgemeinen die Schwankungen im Wollecharakter an den verschiedenen Körperstellen durchaus innerhalb normaler, teilweise sogar recht enger Grenzen verhalten, tragen im Durchschnitt B Wolle, schwankend nach AB und BC, selten einmal nach den äussersten Grenzen bis A oder C; Spaltungen nach AA und nach D mit dem kennzeichnenden Glanz der langen Wolle treten nur *sehr vereinzelt* auf und werden natürlich ausge-merzt. Die uebergrosse Mehrzahl der F_2 , F_3 u. s. w. Tiere behält *den intermediären Wollecharakter*

Nach den zahlreichen Abstufungen, welche die Extreme von AA-Wolle bis zu D-Wolle bei den verschiedenen Rassen und Rassenkreuzungen verbinden, ist der Wollecharakter, vor allem auch die Wollefeinheit, vermuthlich durch eine Anzahl gleichsinniger Faktoren bedingt Schon daraus folgt, dass die Mehrzahl der F_2 , F_3 u. s. w. Tiere wieder eine ungefähr intermediäre Wollbeschaffenheit zeigen müssen, dass die Spaltung nur schwer erkennbar sein wird und dass nur ausnahmsweise deutlich nach Leicester oder nach Merino geartete Tiere auftreten werden. Die Gleichmässigkeit der F_2 , F_3 u. s. w. Tiere wird hier aber noch durch einen weiteren Umstand erhöht: Weder die Leicester noch die Merino-Ausgangsrasse ist erblich völlig einheitlich und homozygotisch. Dementsprechend ist auch *die F_1 Generation keinesweg völlig einheitlich*, sondern zeigt deutliche Variationen in der Wollbeschaffenheit. *Hierauf fusst nun die Züchtung:* Bei der Zuchtwahl wird, wie wir zu beobachten und zu erfahren Gelegenheit hatten, in der Weise systematisch verfahren, *dass nach Wollfeinheit, Geschlossenheit des Vlieses, Beschaffenheit der Haut u. s. w. stets zwei Klassen unter den F_2 , F_3 u. s. w. Mutterschafen gebildet und diese mit Böcken von gegensätzlich gerichteter, der anderen Klasse entsprechenden Wollbeschaffenheit angepaart, „korrigiert werden*, wie der züchterische Ausdruck lautet. Bei solchem Vorgehen gelingt es offenbar, zumal bei der Routine und dem offenen Auge die ja tüchtigen praktischen Züchtern eigen sind, *unschwer, in der erdrückenden Mehrzahl der Fälle für die Nachkommenschaft immer wieder Faktorenzusammenstellungen zu erzielen, die eine intermediäre, innerhalb verhältnissmässig geringer Schwankungsgrenzen*

sich haltende Wollbildung veranlassen, während nur selten diejenigen Faktoren-Kombinationen zustande kommen, welche vermutlich die Grundlage der extremen P₁ (Eltern)-Wolletypen darstellen und so wieder in Erscheinung treten lassen.

Dabei ist noch eine Beobachtung von wesentlicher Bedeutung, dass nämlich eine Anzahl von Eigenschaften wie Vergrößerung der Wolle, Vertiefung derselben, Lockerung des Stapels, Breite und Tiefe der Rumpfformen und ferner korrekter Stand der Beine in unverkennbarem Zusammenhange stehen, was auf einen anscheinend diese Eigenschaften gemeinsam beeinflussenden Erbfaktor oder auf starke Faktorenkoppelungen schliessen lässt".

Praktisch ist es also, wie BAUR und KRONACHER sagen, als fände bei den Meleschafen eine intermediäre Vererbung statt, *wissenschaftlich* ist dem nicht so, ist die Vererbung zweifellos alternativ.

Es dürfen also die Züchter „eines nicht vergessen — dass sie es, wie wir darlegten, offenbar nur der hier besonders günstigen Sachlage und einem geschickten, scharf zusehenden Zuchtwahlverfahren, das äussersten Falles sogar einmal eine Rückkreuzung mit heranzieht¹⁾, verdanken, wenn sie praktisch ihr Ziel erreichen, dass sie aber auch bei generationenlanger Zucht gerade für ausschlaggebende Eigenschaften trotzdem *keine konstante reine Rasse* vor sich haben".

Eine weitere Studie der Literatur lehrte dass THILO²⁾, der Züchter von Meleschafen in Neukirchen, bei seinem Züchtungsverfahren nicht nur zwei sondern 4 Klassen von Tieren benutzt.

An THILO wurde die Aufgabe gestellt eine Ostelbische Merino-Herde welche einiges Rambouillet- und Soissonais Blut enthielt und deren Körperform stark gelitten hatte um zu züchten zu einer guten Fleisch-Wolle-Rasse. Er kreuzte dazu diese Merino-weibchen mit Böcken der Borderleicesterrasse, einem schweren Fleischschafe, das nahe mit den Leicesters verwandt ist.

Die erhaltene F₁ Generation war keineswegs homogen, sondern „mit einer Variationsbreite, die sich in weiten, dem Charakter der Eltern entsprechenden, Grenzen bewegte", genau dasselbe Resultat also, dass Herr TODD in Neu Seeland bei seiner F₁ Generation Merino ♀ × Lin-

¹⁾ Diese wird auch in Neu-Seeland zur Korrektur angewendet.

²⁾ HANS LUDWIG THILO, Die Zucht des Meleschafes in Neuenkirchen. Selbstverlag. Druck von Herrose en Ziemsen. Wittenberg (Bez. Halle) 1922. 4°. 24 pp. mit 37 Figuren.

coln ♂ erhielt. Sogar erhielt THILO in F_1 Tiere welche den Leicestern so nahe standen, dass sie sogar zur Deckung von Merino-Mutterschafen verwendet wurden.

Es müssen also wohl bei den Merino's Leicester-factoren vorhanden gewesen sein, vermuthlich durch das in sie befindliche Rambouillet und Soissonais-blut, da, wie wir schon sahen, die Franzosen zur Verbesserung ihrer Merino's Leicesterböcke verwendet haben. Die starke Heterogenität der F_1 Generation wird nun durch Selection d. h. durch Entfernung der ungewünschten Typen, in nachfolgenden Generationen gemindert.

Auch hier war — wie in Neu Seeland — das Ziel die Erhaltung eines, dem gewünschten F_1 Typus möglichst ähnlichen, Schlages.

Dazu theilte er zunächst seine für die Zucht bestimmten Tiere in 2 Gruppen ein, in einer solchen mit gröberer und in einer mit feinerer Wolle, um danach eine jede von diesen wieder in zwei Gruppen, in einer mit kürzerer und einer mit längerer Wolle ein zu teilen.

Die Mutterschafe mit grober, kurzer Wolle wurden nun mit Widern mit feiner langer Wolle gepaart und die Weibchen mit grober, langer Wolle mit Böcken mit feiner kurzer Wolle.

In dieser Weise wurde immer wieder die Combination:

fein \times grob \times lang \times kurz

hergestellt und so, der Hauptsache nach, immer wieder die intermediäre Form wiedergewonnen, während die trotzdem auftretenden nicht intermediären, die Extremen nach beiden Seiten hin, in jeder Generation ausgeschieden wurden. Dass man aus einem solchen absichtlich heterozygot gehaltenen Schlage dennoch Böcke verkaufen kann, welche den Züchter zufrieden stellen, ja dass sogar ein Bock, der so stark auf einem Leicesterbock eingezüchtet war, dass dieser in seiner nächsten Ascendenz vier Male vorkam, sich als ein gutes Zuchtthier herausstellte, versteht man erst wenn man THILO's Definition eines gutes Zuchtthieres liest: „Die zuverlässige Vererbung eines Tieres, insbesondere eines Vattertieres, ist in hohem Maasse durch dessen züchterische Verwendung bedingt.“

Mit andern Worten, diese Mele-böcke waren keine gute Zuchtthiere, weil sie dem gewünschten F_1 Typus nahe kamen und diesen auf ihre Nachkommen uebertrugen, sondern weil die Mehrzahl der von ihnen gebildeten Gameten solcher Art waren, dass sie zu bestimmten Zuchtzwecken geeignet waren: die des einen um den Nachkommen von Mutter-

schafen mit zu feiner Wolle den gewünschten Grobheitsgrad beizubringen, die des andern für irgend eine andere Correctur.

Und das ist schliesslich was ein jeder Tierzüchter macht: alle arbeiten wohl mit mehr oder weniger heterozygoten Tieren und wählen diese so, dass Fehler des andern Geschlechts dadurch corrigirt werden. Grade in so neuen Zuchten, wie die erwähnten Merino \times Langwollschafe wird uns das klar.

Es wäre jedoch sehr erwünscht, dass einmal ein wissenschaftlicher Kreuzungsversuch mit Merino und Langwollschafen gemacht wurde, denn, meines Wissens, liegt ein solcher nicht vor und die nähere Analyse könnte wohl noch Ueberrassungen bringen.

Unsere jetzige Kenntniss aber lässt uns nicht an die Constanz der Corriedale's oder Mele's, also nicht an intermediäre Vererbung, glauben.

SPECIES OR LINNEON?

by

J. P. LOTSY

If it is true that everybody loves a lover because he personifies devotion, everybody should love a taxonomist for his devotion to the species-concept.

Nothing as yet has shaken his belief in the real existence of species in nature; the most recent writer on the subject even ¹⁾ — though orthodox taxonomists may feel inclined to consider his article heretical — still sticks to it, although he admits that „no single absolute test for a species is yet known, and it is debatable if such is ever likely to be found.”

On no branch of science the idea of evolution has had less effect than on taxonomy, notwithstanding the fact that practically all taxonomists believe in some kind of evolution.

It seems to me that the reason for this apparent contradiction lies in the title „*The origin of Species*” which DARWIN gave to his great book; evidently: if species can originate species, these must have real existence and the tracing of the genealogy of species must be the aim of the evolutionist.

It is then forgotten that the species is merely a conception of the human mind and a very primitive anthropocentric conception into the bargain.

Man saw how from him and his wife a series of descendants sprang, he also saw how in a similar way descendants sprang from various animals differing in kind from him and his wife and from one another, and he imagined that all different kinds of living beings took their origin in such a pair of individuals which was originally created.

¹⁾ W. B. TURRILL „*Species*”. Journal of Botany, Dec. 1925, p. 359—366.

If we substitute „spontaneously arisen” for „created” and allow a considerable amount of transmissible variation to account for the multiplication of an initial small number of different kinds we have the gist of most modern theories of evolution, and an acceptable basis for DARWIN’s view that species generate species, a view which, if correct, justifies taxonomists to persevere in their efforts to find the real species in nature. I have repeatedly expressed the view that the species of the taxonomist does not arise from a single pair, differing in sex only, but that what present-day taxonomists call species are the comparatively insignificant rests of large swarms of individuals differing from one another in one or more characters, which arose from the cross of two individuals differing in other respects than sex from one another.

If this view should be correct, species in the present taxonomic sense do not exist, so that taxonomists should — as they practically do and always have done — be content to describe individuals and to unite, for practical purposes only, for cataloguing purposes, similar individuals, individuals resembling one another more than they do any other individuals, to recognisable groups. They should however give another name to these groups than the misleading one of species. As such I have proposed the term *linneon* in honour of him, who invented the catalogue-system which is still in general use.

That taxonomists really proceed in this way is clear to everybody except to themselves — on account of their still unshaken belief in the real existence of species — so that the examples I will now proceed to give — are given for their benefit or, for my own, in case they can convince me that it is not they but I who is in error.

I have chosen my examples from two recent investigations of two difficult genera, belonging to two families, wide apart in the so called natural system, from *Betula* and *Saxifraga*, the former of which is based on a long study of the genus in nature, while the latter is moreover supplemented by experiments.

J. G. GUNNARSSON has recently (1925) published in „Selbstverlag” a very interesting study „*Monografi över Skandinaviens Betulae*” on 135 pages illustrated by 32 plates.

In his „Zusammenfassung” he prints in italics, in German, what is here rendered in English:

„Our species of Birches not only cross with one another, but also generate, to a large extent at least, more or less fertile hybrids, which are able to cross again not only with one another ¹⁾ but also with other hybrids within the genus, and with the pure species. In the course of time these hybrid forms have exceeded in number the species and have gradually become, in part, more vigorous than the chief species, so that large Birch-associations are now living among us which consist exclusively of hybrid forms, derived from 2 or very frequently from 3, more rarely, and only in the case of single individuals, from 4 species. These hybrid forms often closely approach in their manner of growth and in the shape of their leaves one of the chief species, but many differ greatly from that chief species in other characteristics, for instance in such as refer to the bark of the stem and the twigs, to the catkins, the fruits, the scales, hoariness etc. Sometimes one finds associations at first sight rather uniform in habit and shape of the leaves, so that they point apparently to the presence of but a single species. Closer examination shows however that the separate individuals usually differ much from one another in respect to other characters. As, in the case of a double cross, no less than 4 species are concerned, the product often has a „monstrous” aspect and rarely resembles one of the chief-species. With the exception of *B. nana* all pure species are rare”.

In conjunction with the text, there are 3 points of special interest in GUNNARSSON’S investigation:

1. A large number of hybrid forms have been described by taxonomists as good species or as good varieties.
2. The author describes two new species, to which he ascribes a considerable influence in the production of hybrids.
3. Pure species — with the exception of *B. nana* — are rarely seen in nature.

The first point of course makes the identification of species exceedingly difficult and makes it still more difficult to determine the parentage of the numerous undoubted hybrid forms.

¹⁾ It is evidently meant that the segregates of each hybrid are able to breed inter se.

So has MORGENTHALER for instance, in his careful thesis, *Beiträge zur Kenntniss des Formenkreises der Sammelart Betula alba L. mit variationsstatistischer Analyse der Phaenotypen*", described a large number of hybrids between *Betula pubescens* and *B. verrucosa*, based on an examination of about 2000 herbarium-specimens, but about the identification of the supposed parents GUNNARSSON says — I translate from the Swedish text —:

„The 4 first diagnostic tables with figures of MORGENTHALER refer to *Betula pubescens* subsp. *tortuosa*, the first three of these treat exclusively of the catkins but take no account of the leaves and twigs. On the 4th one he also considers the leaves and twigs of a specimen from „Lapponia Murmanni”. Neither the sketches which MORGENTHALER adds to his tables, nor the description of the leaves of table 4 correspond to the conception which I have formed myself of *Betula pubescens* subsp. *tortuosa* as can be seen from what I say in my references to *B. tortuosa*. Moreover, I judge it impossible to determine a Birch with the aid of catkins only, as I have pointed out already in what I said previously of the catkins of this genus; while I must point out once more that, in my opinion, it becomes more and more difficult to find pure *tortuosa* so that it would be a marvel of good luck if MORGENTHALER really had obtained the catkins of pure trees from no less than 3 different localities in Norway, to wit 2 from Jerkin and 1 from Maalselven in Tromsø amt.

As to the tables and drawings of *B. verrucosa* I can accept but 2 of the 8 drawings on tables VIII and XI.”

This is not so much the fault of MORGENTHALER as well as of the impossibility to recognise the species from herbarium-material only. Let us see to which conclusions GUNNARSSON comes after almost 30 years studies of the genus in nature. In his „Zusammenfassung” he says — I translate from the German —:

„In 1896 already I began the study of the genus *Betula*, which I continued more and more intensely until the summer of 1924, whereafter I risked to publish the investigations and views, to which this study — chiefly in nature but of course also of herbarium material and of the literature — has led me in the present monograph. In vain I tried to get any definite ideas about the genus by the aid of Swedish and foreign flora's. Not a single author has the same

opinion as any other one, either in the description of the species, the names or the number of them, nor in the limitation of the conceptions species, variety, form etc. The three largest and most recent German works of HUBERT WINKLER, C. SCHNEIDER and of ASCHERSON and GRAEBNER in stead of clearing matters, on the contrary obscured them, because they continuously describe hybrid forms as species, for instance *B. urticifolia* (WINKLER) or as varieties, for instance: *Murithii*, *carpatica*, *laciniata*, *obscura*, *Ullepitschiana* etc."

"In 1912 I found that in Asele Lappmark in **North Sweden** a so far unknown species was undoubtedly present among the numerous *Betula* forms which grow there. The leaves of these forms had another aspect, not only by their aberrant colour (greyish green) on their under surface, but also by a coarser net of veins than the usual one. Moreover the leaves were of a firmer, more or less leathery consistence, the autumnbuds short, thick, blunt and sticky and the stembark more greyish."

"A year later I discovered that another new species must be present in Schonen, the **most southern part of Sweden**, as numerous different forms of *Betula* with more or less dark coloured till nearly black stembark and with long, pointed and very sticky autumnbuds occurred there. The leaves also had another colour on their under surface (yellowish green) the net of veins was very delicate, middle- and lateral veins were distinct. Part of these strongly resemble the var. *obscura*, others the var. *Murithii* and again others the var. *Ullepitschiana* of the most recent German flora's.

By continuous observation and investigation of the endless number of forms of the two species I succeeded finally in 1917 to grasp their chief specific characteristics, after which I published them in 1918 in C. M. LINDMAN „Svensk Fanerogamenflora", the northern species as *Betula coriacea*, the southern one as *Betula concinna*. I have of course since then continued my study of these species and defined their specific characters better."

"As to *Betula tortuosa* Ledeb. which I also described in 1918, with reference to REGEL's description of *B. tortuosa* *a. genuina* in his monograph, I have changed my opinion completely as, since 1918, I have been able to study the species in other localities — chiefly

on the Dovre Fjäll in Norway in 1921, — which taught me that the forms \times *genuina* β . *kusmisscheffii* and γ . *pubescens* are nothing but hybrid forms of *B. tortuosa* with one or more of the other species."

"The other species described by the authors of our flora's, *Betula verrucosa*, *B. pubescens* and *B. nana* are, in my opinion, not sufficiently defined by their authors and express more nearly a long series of forms, more or less close to the pure species."

"This long study of the Birches in nature has, in connection with the excessive polymorphy of the genus, convinced me that we do not have a large number of species in Skandinavia, and that those which we have — with the exception of *B. nana* — are found but rarely pure, that by far the greatest number of individuals of *Betula* with us are hybrids or crosses of hybrids with one another or with pure species."

GUNNARSSON finally admits:

1. ***B. verrucosa*** (Ehrh.) Gunnarss. (syn.: *B. alba* L., *verrucosa* Ehrh., *pendula* Roth, ex parte) Slöjd- or masur-björk; Lavlandsbirk; Vorte Birk.

In the mountainous districts, rarely pure but common in hybrid forms. Skåne — Lappland; Öland, Gottland, Norway, Denmark and Finland.

Geographical distribution. In a more or less pure state *B. verrucosa* has spread over nearly the whole of Europe, with its southern limit approximately in Sicilia, but I have also seen specimens from still further south. In the Alps of middle and Southern Europe it occurs at considerable elevations. Not seen from South Russia. It reaches its Northern limit in England and in Norway approximately at Vardö. From Asia up to the Jenisej I saw specimens, though not quite pure ones, from Torgadima and Turuchansk, collected by M. BRENNER in 1876, and from Krasnojarsk leg. ARNELL 1876. The latter mentions that with *B. glutinosa* it is the most common leaftree of Siberia. Hybridises with all other species.

2. ***B. coriacea*** Gunnarss. (Syn: *B. alba* L., *ambigua*, *carpatica*, *glutinosa*, *pubescens*, *odorata*, *alpigena*, *subalpina*, *Friesii*, *tiliaeifolia* Auct. plur. ex parte). Ångsbjörk.

Known from Norway, Finland and Danmark. I have also seen hybrid forms from Siberia and Northern Russia, also among *B. carpatica*

W. et K. from Maehren and the Riesengebirge; its further distribution in Europe is unknown to me.

3. **B. concinna** Gunnarss. (Syn.: *B. alba* L. *glutinosa*, *carpatica*, *ambigua* et γ . *hercynica*, *pubescens*, *odorata*, *medians*, *Hornemannii*, *Frisii*, *Murithii*, *nigra*, *obscura* etc. Auct. plur. ex parte) Lundbjörk.

Hybridises with all other species. So far found in Norway, Denmark, Finland, Central Europe, Estland and England.

4. **B. pubescens** (Ehrh.) Gunnarss. (Syn.: *B. alba* L., *pubescens*, *odorata*, *glutinosa*, *tomentosa* ceter. Auct. pl. ex parte) Kärrbjörk.

Over the whole of Skandinavia but not pure in the mountains. Hybridises with all other species.

5. **B. tortuosa** (Ledeb.) Gunnarss (Syn.: *B. alba* L., *pumila* L.; *B. tortuosa* Ledeb.; *B. tortuosa* α . *genuina*, β . *Kusmischeffi* et γ . *pubescens* Regel ex parte). Tjällbork.

Sweden, Norway, Denmark, Finland, Northern Russia, Siberia.

6. **B. nana** (L.) Gunnarss. Dvärgbjörk, Myrbjörk, Vivang, Långfredagsbjörk.

Sweden, Norway, Finland, Denmark, Central Europe as far South as Tirol and Salzburg; Iceland, Greenland, North America and North Asia. Hybridises with all other species.

7. **B. humilis** (Schränk) Gunnarss.

Dorpat, Bavaria and East Prussia.

Furthermore GUNNARSSON describes the following varieties etc.

1. **B. coriacea** var. *tremuloides* (*B. populiformis* Laest. pr. p.).
2. **B. pubescens** forma *parvifolia* (Syn. *B. alba* subsp. *pubescens* v. *parvifolia* Regel, *B. pubescens* v. *parvifolia*, *B. odorata* v. *microphylla* Hartm. omn. ex parte) Småbladig Kärrbjörk.
3. **B. pubescens*** *suecica* (syn.: *B. alba* L. *pubescens*, *odorata*, *glutinosa*, *pubescens vel glabra*, *B. pubescens** *odorata* cet. Auct. pl. ex parte) Skogsbjörk, Glasbjörk.
4. **B. nana** forma *nivalis* Blytt.

Moreover the following hybrids:

1. **B. concinna** \times *coriacea*
2. ,, \times *nana* (2 forms)
3. ,, \times *pubescens* (2 forms)

4. **B. concinna** × *pubescens* f. *parvifolia* (3 forms)
5. " × " ssp. *suecica* (3 forms).
6. " × *tortuosa*
7. " × *verrucosa* (3 forms)
8. " × *coriacea* × *nana* (4 forms)
9. " × " × *pubescens*
10. " × " × " f. *parvifolia* (3 forms)
11. " × " × " ssp. *suecica* (3 forms)
12. " × " × *tortuosa* (4 forms)
13. " × " × *verrucosa* (4 forms)
14. " × *nana* × *pubescens* (3 forms)
15. " × " × " f. *parvifolia*
16. " × " × " ssp. *suecica*
17. " × " × *tortuosa*
18. " × " × *verrucosa*
19. " × *pubescens* × *verrucosa* (5 forms)
20. " × " f. *parvifolia* × *verrucosa* (4 forms)
21. " × " ssp. *suecica* × *verrucosa* (15 forms)
22. " × " × *tortuosa*
23. " × *tortuosa* × *verrucosa*
24. " × *coriacea* × *pubescens* ssp. *suecica* × *verrucosa* (9 forms)
25. " × *nana* × *pubescens* × *verrucosa*

26. **B. coriacea** × *nana* (2 forms)
27. " × *verrucosa* (3 forms)
28. " × *tortuosa*
29. " × *nana* × *pubescens*
30. " × " × " f. *parvifolia*
31. " × " × " ssp. *suecica*
32. " × " × *tortuosa*
33. " × " × *verrucosa*
34. " × *pubescens* × *tortuosa*
35. " × " ssp. *suecica* × *tortuosa*
36. " × " × *verrucosa* (5 forms)
37. " × " f. *parvifolia* × *verrucosa*
38. " × " ssp. *suecica* × *verrucosa* (5 forms)
39. " × *tortuosa* × *verrucosa*

40. **B. coriacea** \times *nana* \times *tortuosa* \times *verrucosa*

41. **B. nana** \times *pubescens* (4 forms)

42. " \times " f. *parvifolia*

43. " \times " ssp. *suecica*

44. " \times *tortuosa* (3 forms)

45. " \times *verrucosa* (3 forms)

46. " \times *pubescens* \times *tortuosa* (3 forms)

47. " \times " \times *verrucosa*

48. " \times " ssp. *suecica* \times *verrucosa*

49. " \times *tortuosa* \times *verrucosa* (4 forms)

50. " \times *pubescens* \times *tortuosa* \times *verrucosa*

51. **B. pubescens** \times *tortuosa* (3 forms)

52. " \times *verrucosa* (3 forms)

53. " f. *parvifolia* \times *verrucosa* (3 forms)

54. " \times ssp. *suecica* \times *verrucosa* (3 forms)

55. " \times *tortuosa* \times *verrucosa* (4 forms)

56. **B. tortuosa** \times *verrucosa* (3 forms).

The number of forms which the author distinguishes within his hybrids have, as he states, been reduced to a minimum, because if one would name all forms, from the cross *Betula pubescens* \times *verrucosa* for instance, the number of names of *Betula*-forms would be augmented to such a degree as to become impracticable.

The most common of the above hybrids is in Skandinavia: *Betula concinna* \times *pubescens* ssp. *suecica* \times *verrucosa* of which the author describes no less than 15 different forms, photographs of 10 of which are given; he has the impression that this hybrid is also the most common one in other European countries such as Estland, Germany, and Austria with Salzburg and the Tirol.

An interesting example demonstrating that it is but the absence of opportunity for crossing which keeps the so-called species pure, is furnished by *B. tortuosa*, a plant which prefers alpine heights, while *B. concinna* prefers the lower regions of the coast. Consequently hybrids between the two are found only where *B. tortuosa* reaches the coastal region as for instance near Trondhjem. The author presumes

that *Betula Murithii* has originated in a similar manner in Switzerland.

The author then proceeds to give some examples of hybrids having served as the types of new species so f. i.; the type specimen of *Betula ambigua* Hmpe proved to be *B. concinna* × *verrucosa* f. *intermedia*, while Wallroth's *Betula glutinosa* is certainly based on one or more *B. concinna*-hybrids, probably on *B. concinna* × *verrucosa*.

He then concludes — I translate from the German —:

„That so many specific and varietal names have cropped up in the course of time in this genus, that — as results from the most recent literature on the subject — the authors are at a complete loss as to their synonymy, is due, in my opinion, that the genus was chiefly studied in herbaria and not in nature.”

If we keep in mind, that none of the specialists who studied *Betula* in the herbaria, agrees with any other one, it is quite clear that taxonomists are unable to do more than to form Linneons, e. g. groups of individuals which resemble one another more than any other individuals, but that they are unable to recognise species.

The question now presents itself: can a careful study in nature, such as the one, which we have just considered, reveal the true relationships between the various individuals within the genus, can it decide which of the forms are hybrids, which species and from which combination of the latter the hybrids arose?

To my way of thinking, not.

What we actually see in nature is a large number of different individuals, which apparently are all able to produce fertile offspring with one another; we have in *Betula* one very large pairing-community, one syngameon.

In that syngameon we can distinguish Linneons, e. g. groups of individuals which have a strong resemblance with one another and, especially if we reach the outskirts of the distribution of the syngameon, either in a horizontal direction, as in the extreme South or the extreme north of Skandinavia, or in a vertical one, as high up in the Alps, we see groups which we *suppose* to breed more or less true and which the taxonomists then describe as species. If further to the center of the region occupied by the syngameon (the genus in this case), the taxonomists meet with forms which have certain characters in common with those outlying forms which they have termed species, they

consider them as hybrids of two or more of the supposed species.

Is this justified? Certainly not.

Those who reason in this way are led astray by the old idea that it are the individuals which count in evolution, while in reality it are the gametes *irrespective of their source*, so that the result, a particular kind of phenotype, can be obtained in different ways, e.g. by gametes from different sources, provided only that their union results in the same combination.

A very simple mendelian example makes this clear:

A hybrid AaBb will form the gametes

AB, Ab, aB and ab

which will give the following combinations:

	AB	Ab	aB	ab
AB	$\frac{AB^1}{AB}$	$\frac{Ab^2}{AB}$	$\frac{aB^3}{AB}$	$\frac{ab^4}{AB}$
Ab	$\frac{AB^5}{Ab}$	$\frac{Ab^6}{Ab}$	$\frac{aB^7}{Ab}$	$\frac{ab^8}{Ab}$
aB	$\frac{AB^9}{aB}$	$\frac{Ab^{10}}{aB}$	$\frac{aB^{11}}{aB}$	$\frac{ab^{12}}{aB}$
ab	$\frac{AB^{13}}{ab}$	$\frac{Ab^{14}}{ab}$	$\frac{aB^{15}}{ab}$	$\frac{ab^{16}}{ab}$

Now all the combinations on the diagonal, running from the left lower to the right upper corner, which I have numbered 13.10.7.4 have exactly the same constitution as the hybrid from which they started.

Let us see now whether they arose from the same combination:

No. 13 arose from AB \times ab

No. 10 „ „ Ab \times aB

No. 7 „ „ aB \times Ab

No. 8 „ „ ab \times AB

If we now for simplicity sake limit our remarks only to the first of these, to no. 13, and still further to the source only from which the gamete AB may have been derived in a population, the constitution of

which is given in the 16 squares above, we see that that gamete AB may have come from either of the following genotypes in that population:

from no. 1	$\frac{AB}{AB}$
no. 2	$\frac{Ab}{AB}$
no. 3	$\frac{aB}{AB}$
no. 4	$\frac{ab}{AB}$
no. 5	$\frac{AB}{Ab}$
no. 9	$\frac{AB}{aB}$
no. 10	$\frac{AB}{ab}$

Each of which, as of course a large number of other factors will be present in those individuals, may have a different aspect. How could one then trace the source of this gamete, how could one say even whether that gamete was derived from an individual which was pure in respect to that particular gamete, as for instance no. 1 $\frac{AB}{AB}$, or from one which in respect to that gamete was impure, e. g. a hybrid, as for instance no. 10 $\frac{AB}{ab}$?

It are not the phenotypes which compose a syngameon which determine the possible combinations within that syngameon but the different gametes present in that syngameon and as the same kind of gamete may be present in phenotypes of very different aspect it is impossible to say from which particular phenotype a particular kind of gamete has been derived, except in very special cases, and even then, as the following case will show, the conclusion may be deceptive.

The case I mean, concerns linneons of *Saxifraga*, of which R. LLOYD PRAEGER gives an account in „the Garden” of July 4, 1925.

The, in England apparently well known, London Pride group of saxifrages consists of just three species, all common in cultivation — the kidney-shaped saxifrage (*S. Geum*), the London Pride (*S. umbrosa*) and *S. cuneifolia*.

In 1812 HAWORTH placed them in a separate genus, which he called *Robertsonia*, in 1822 DON called them *Gymnopera* and TAUSCH in 1823 *Hydaticea*, but all subsequent botanists followed *Linnaeus* who in 1737 included them in the great genus *Saxifraga*.

All three are confined to Central or Western Europe, where they have very distinct ranges, *S. cuneifolia* being abundant in the Alps and surrounding regions and extending to the Pyrenees, while *S. umbrosa* and *S. Geum* are confined to the Pyrenean region and Ireland, with possibly one or two intermediate habitats.

It is of the two last „species” that I shall speak here.

As both these „species” are frequently cultivated and easily run wild, their occurrence at different places in central Europe has often been considered as evidence of their being native there, but with the possible exception of *S. umbrosa* in ravines near Ternberg in Austria, there is according to LLOYD PRAEGER, no doubt that all these habitats refer to specimens escaped from cultivation.

As *S. umbrosa* and *S. Geum* easily hybridise with one another, we get a similar case as that of *Betula*, to wit that a large number of segregates have been described as species, such as, for instance, *SS. dentata*, *crenata*, *modesta*, *hirsuta*, *Donii*, *sphaeroides*, *polita*, *elegans*, *gracilis*, *serrata*, *serratifolia*, *spathularis*.

Of the most recent account of them LLOYD PRAEGER says:

„One might have hoped that in the great monograph, by ENGLER and IRMISCHER, published in the Pflanzenreich series in 1919, we should have had all this confusion swept away, and a clear account given of the species and their complicated offspring. That is, however, still a desideratum.

The authors named divide *S. Geum* into 2 species, 11 varieties and 5 forms, and *S. umbrosa* into 3 varieties and 4 forms; plants known only in gardens being included. But a large number of these variants are without question hybrids” „If one goes, say to County Kerry, where *umbrosa* and *Geum* grow abundantly, one receives an education

in this group that is most enlightening. I have had no opportunity of studying the plant in the Pyrenees, where likewise they consort, though I have seen a good many Pyrenean specimens. There is little doubt that one's experiences would be similar."

From REGINALD W. SCULLY's Flora of County Kerry, Dublin 1916, kindly sent to me on loan by Prof. DIXON, we learn that *Saxifraga Geum* is rather common in Kerry and usually abundant where it occurs, also that it ranges from sea-level to 3000 feet and that it was first found in Ireland by A. D. LHWYD as far back as 1699. SCULLY says about the point in question: „It has long been the present writer's conviction after many years close examination of these Saxifrages in their natural surroundings, that not only do *S. Geum* and *S. umbrosa* hybridise freely with one another, but that the resulting hybrids freely cross-fertilise with each other and with the parents, so that there is now growing naturally in Kerry an almost unbroken series of hybrid forms connecting *S. Geum* with *S. umbrosa*. This opinion has been quite recently confirmed by the results of the elaborate experiments undertaken by Prof. H. DIXON F. R. S. of Trin. Coll. Dublin".

Again therefore a result quite similar to that which GUNNARSSON obtained in the case of *Betula* but now supplemented and apparently confirmed by experiment. Some details of importance however are given in the same flora as to the difficulties which taxonomists have had in regard to the systematics of the group, during which, as we saw already from LLOYD PRAEGER's article, many segregates have been described as species.

In connection with DIXON's experiments presently to be related, something must here be said about those difficulties.

The material preserved in LINNÉ's own Herbarium is too scanty and unsatisfactory (evidently hybrids) to help in determining the form or forms included in his *S. Geum*. The only thing to go by is his description in his *Species Plantarum* 2nd Ed. (1762), p. 575: „foliis reniformibus dentatis", limiting the type to plants with kidney-shaped leaves. Of *S. Geum* as limited, hereinafter referred to as *S. Geum* s. str., two forms are met with in Kerry, the one with crenate leaves (*Robertsonia crenata* Haworth), the other with serrate ones (*R. serrata*), but numerous intermediate forms occur as Pl. I, facing p. 97 in the flora, shows.

These reniform types are quite local in the county.

While LINNÉ himself, restricted *S. Geum* to plants with kidney-shaped leaves ¹⁾ later writers have included under this name forms with orbicular leaves. These latter, *S. Geum sensu lato*, are much more common in Kerry than those with pronounced reniform leaves and include a greater variety in their shape. Several of the forms, of which those with blunt teeth are much rarer than those with acute ones, have been described as distinct varieties or species such as *S. elegans* and *S. gracilis* by MACKAY and *S. polita* by HAWORTH. These are very similar, so that it is sufficient to consider *S. elegans*. This plant was found by MACKAY on Torc Mountain in 1825 where it still exists; while often regarded as a distinct species, *S. elegans* is really but one of the many hybrid forms which are found only where *S. Geum* and *S. umbrosa* grow together as about Torc Mountain, Connor Hill, Brandon Mountain etc. and which are unknown in those parts of Ireland where *S. umbrosa* grows alone, as on the mountains of Waterford, Tipperary, Galway etc.

Of all the Robertsonian forms, *S. hirsuta* L. however is the one which has given rise to most discussion. Here again we get a similar case as that of *S. Geum*. LINNÉ's own description of the leaves of his *S. hirsuta* is „foliis cordato-ovalibus”. Plants with leaves fulfilling these conditions are rare in Kerry, and like all these intermediate forms, are found only where *S. Geum* and *S. umbrosa* grow together (Pl. II, facing p. 98, pictures *S. Geum* s. lato and forms merging into *S. elegans* and *S. hirsuta*; Pl. III, facing p. 100, *S. hirsuta* s. str. et s. lato and forms merging into *S. umbrosa* forms.

Later authors like HOOKER and BABINGTON have extended LINNÉ's *hirsuta* to include forms with oval leaves rounded at the base or even narrowing into the petiole. As thus extended, *S. hirsuta* is not uncommon in Kerry, and would include a large series of forms, some of them being near to *S. Geum* (sensu lato) others merging into *S. umbrosa*.

S. hirsuta has long been suspected to be a hybrid, to definitely decide whether it really was one Prof. DIXON undertook some experiments, at the suggestion of SCULLY. Representatives of *S. Geum* s. str.,

¹⁾ This evidently refers to the diagnosis of LINNÉ only, as SCULLY in a note on p. 97 says, that in LINNÉ's herbarium there is a specimen of *S. Geum* which has non-reniform leaves and confirms better with *S. hirsuta* (*Geum* × *umbrosa*).

S. umbrosa and the same is probably the case in the Pyrenees, some of which have been described as species.

S. Geum is, according to WILLKOMM and LANGE, confined to the Pyrenees and to northern Spain and Portugal, with outlying stations amongst the Alps and Carpathians and occurs, according to BRITTON and BROWN's Flora of the Northern States and Canada in New Foundland, where it appears to be the sole representative of the Robertsonian group. In Ireland *S. umbrosa* is much wider spread than *S. Geum* and there can be no doubt that it is a much hardier and more aggressive plant. While *S. Geum* appears to be practically confined to South Kerry and West Cork, *S. umbrosa* occurs along the entire western margin of Ireland except where the presence of limestone formations fully accounts for its absence. On the continent also it appears to have a wider range than *S. Geum*. It is found in the Pyrenees, northern Spain and Portugal and, according to WILLKOMM and LANGE, also in Corsica and the Alps.

Recently however Mr. PRAEGER (SCULLY's Flora, p. 103, footnote) found a form of *S. Geum* on Clare Island off the coast of Mayo (a county in Ireland) which belongs to *S. Geum* s. lato. This suggests to Mr. SCULLY: „a much wider distribution of the typical plant in former times, a distribution indicated by this survival in Clare Island, and in perhaps a few other favourably situated spots along the west coast, of one of its more hardy hybrid forms". Doubtless *S. Geum* s. str. is a decreasing species in Ireland.

The nearly allied *S. cuneifolia* ranges from the Pyrenees to the Carpathians, no wild hybrids of it with *Geum* or *umbrosa* appear to be known but a gardenhybrid is reported from Berlin and in his article in „The Garden" LLOYD PRAEGER reports and illustrates „what seems to be the same thing" from his own garden.

As representatives of the Robertsonian group also hybridise with saxifrages of other groups, f. i. with *S. Aizoon*, we seem to have in the Saxifrages something very similar to *Betula* with this difference, that within the Robertsonian group in the course of time a large gap has occurred possibly by the action of the ice-time, by which the area's in which it occurs now, the Iberian Peninsula and Ireland, with the exception of possibly one or two intermediate stations and in New Foundland — possibly floated away according to Wegener's theory — have only become disconnected.

Furthermore the Irish forms of *S. umbrosa* seem to differ from the Iberian ones and experimental proof has been furnished, that phenotypically pure *S. Geum* and *S. umbrosa* after selfing, proved to be impure, in other words hybrids, so that here again the appearance was deceptive: the taxonomist can make linneons, but not distinguish species.... for the very good reason that species do not exist, the realities in nature being individuals.

These individuals, as the cases of *Betula* and these *Saxifragae* show, are mostly hybrids, fertile with one another and with the so called species, which in the case of the saxifrages tested, prove to be hybrids themselves. As we saw that the origin of the gametes the combination of which forms a hybrid cannot be traced any further than that they are present within the genus *Betula* or within the group of *Saxifragae* treated, there is no reason why we should not assume that all those forms of *Betula* or of the *Saxifragae* under consideration represent the result of segregation of one or of a few original crosses, in which gaps arisen in the course of time allow taxonomists to separate certain groups with similar characters from other ones with also similar, but other characters, to separate linneons therefore, which they imagine to be species. In this way the difference between the Iberian and the Irish *umbrosa* is also explained, they are similar but not identical combinations of gametes present in the large syngameon.

We have here a parallel case to the origin of the different forms present in ordinary farmer's wheats.

Of these NILSSON EHLE said in his „Sur les travaux de sélection du Froment et de l'Avoine exécutés à Svalöf 1900—1912, Institut Intern. d'agriculture, Rome, 1913, p. 4:

„Les nouvelles variétés ont été obtenues, en partie par sélection des variétés indigènes, en partie, et même principalement ces dernières années, par hybridation. Par contre, la mutation n'y a eu aucune part.... Les „espèces élémentaires”, „formes constantes”, „lignées pures” des céréales se reproduisant surtout par autofécondation, ne sont pas, comme le prétend DE VRIES, des unités résultant d'une mutation progressive, mais diverses combinaisons homozygotes de propriétés qui se dissocient.

Par croisement de deux formes constantes, on peut obtenir une diversité extraordinaire de nouvelles formes qu'on peut rendre constantes; il suffit d'un seul croisement de ce genre pour manifester toute

la diversité de formes ou lignées constantes d'une race indigène. En d'autres termes, par le croisement de 2 formes constantes seulement, on obtient toute une „population” de nouvelles formes ou lignées. Comme les croisements spontanés sont assez fréquents chez les céréales doués de l'autofécondation, on s'explique parfaitement la nature des „espèces élémentaires” ou „lignées” en tant que combinaisons de croisements.”

THE NEW PREFORMATIONIST DOCTRINE

by

CECIL YAMPOLSKY

(Received March 8, 1926)

I

In the interval between ARISTOTLE's observations on development until the time of HARVEY and MALPIGHI, 1650—1670, no great advance had been made in embryology. HARVEY and MALPIGHI showed a keen appreciation of the gradual changes that occur in the incubated egg and their published results are testimonials of their powers of observation. That this knowledge did not lead further, was due to the general acceptance in the 17th and 18th centuries of the preformationist doctrine which maintained that a pre-formed embryo was present in the egg. On the basis of observations on the seeds of plants where a miniature plant resides in the seed, it was argued that a miniature embryo was also present in the animal egg. Growth of the embryo was a matter of unfolding. It was similar to a flower all of whose parts are already clearly delimited in the unopened bud. The theory of unfolding or evolution in the 18th century connoted the idea of unrolling — a totally different conception than is present in our modern usage of the word.

There were two distinct schools among the preformationists. The ovists believed that the complete individual was present in the egg, whereas the spermatists or animalculists believed that the complete individual was present in the sperm. Although the broad principles of what is now known as fertilization were recognized in the animal kingdom even before ARISTOTLE, the debatable question in both schools was over the contribution of the two elements (egg and sperm) in fertilization.

The school of ovists contended that the introduction of the sperm was merely the addition of a chemical substance which stimulated the further growth of the miniature individual. The sperm brought with it a substance which acted as a fertilizer in the same manner that a chemical added to the soil induced greater growth of the plant. The school of spermatists conceived the process of fertilization as one in which the animalculae (sperms) introduced into the egg derived their nourishment from it and grew at the egg's expense. Both schools held that the miniature individual was present in the product of the parent. The ovists maintained that maternal inheritance only was possible whereas the spermatists maintained that only paternal inheritance was possible.

The doctrine of preformation was definitely demolished in 1759 when CASPAR FRIEDRICH WOLFF published his epochal contribution to embryology, *Theoria Generationis*. He demonstrated in a masterly fashion that in the egg no definite pro-morphology was present. Upon incubation, part for part is added until a complete chick is formed. Instead of definite organs being present, representatives for organs are present. The evidence that in the growing chick there is a gradual addition of parts led to the formulation of the conception of epigenesis, which means progressive new formations in development. From apparent simplicity great complexity results.

II

It was not until the nature of the cell was known that the character of the egg and sperm as cells was recognized. The general outline of the plant cell was described by HOOKE in 1665; he figured the small structures which make up the dead bark known as cork. The conception of the cell as a living unit dates from the observations of VON MOHL, SCHLEIDEN, and SCHWANN between 1830 and 1840. By the middle of the 19th century the stage was set for the series of observations on the cell which form the basis of research in biological problems. VIRCHOW epitomized the conception of genetic continuity in the cell in his celebrated statement *omnis cellula e cellula* — all cells arise from pre-existing cells.

Cells arise from pre-existing cells by division. This division is not an arbitrary severing of the cells into two equal halves but is a complica-

ted indirect process. The cell is bounded by a cell wall and within the cell wall are the cytoplasm and its inclusions and the nucleus. During the division of the nucleus, which always precedes the division of the cell body proper, after a large number of intervening stages, the chromosomes are formed. The number of chromosomes in a given cell of a given species is always constant. This is due to the fact that prior to the separation of chromosomes each chromosome is found to consist of two equal longitudinally split parts. One half of each chromosome goes to each daughter nucleus thus insuring a mathematical equational division of the nucleus. When nuclear division is accomplished the rest of the cell divides into two. In a given organism, plant or animal, all cells contain equally the same number of chromosomes.

It is in the production of egg and sperm cells that a modification of the above process is observed. The eggs and sperms contain half the number of chromosomes that the body cells contain. If we designate the number of chromosomes in the body cells (somatic cells) by $2x$, the egg will contain x chromosomes. In fertilization the sperm with its x number of chromosomes unites with the egg with its x number of chromosomes and the resultant of the two brings the number back to $2x$. When the fertilized egg divides all body cells resulting from the successive divisions contain the $2x$ number of chromosomes.

III

The experiments of MENDEL published in 1865, which have since become classical, remained unknown and forgotten until 1900 when the investigations of CORRENS, TSCHERMAK, and DE VRIES re-discovered the so-called laws of heredity. Long before MENDEL's time hybridizing of plants and animals was practiced and the hybrids were compared with their parents but the mathematical relationship was not emphasized. The mathematical relationship becomes apparent when the individual is conceived as being made up of a large number of independent characters. When two non-hybrid individuals with like characters (unit factors or genes) are mated their offspring will be like both parents. When however, two individuals are mated that differ in a single character then it is found that their offspring (hybrids) frequently are intermediate between the two parents. When the hybrids are mated among themselves their offspring are of three kinds; one group like the

one parent, one group like the second parent, and a third group which in appearance is like the intermediate parent but which in its subsequent genetic behavior shows its hybrid character. The mathematical ratio is 1 pure, like one parent, 2 hybrid, intermediate, and 1 pure, like the other parent. When parents that are mated differ in two characters then the mathematical ratio changes because of the possible combinations. When mated parents differ in three, four, or more characters, the multiplicity of combinations increases. The fact that the characters of the parents may segregate out again in some of the offspring in the second and later generations has led to the conception that these characters act as independent agents in heredity.

IV

In the field of cytology which concerns itself with the study of the cell, rapid strides have been made, due to the perfection of both the technique and the microscope. The very intimate details of the structure and function of the various parts of the cell have been studied and particularly the nucleus. The rôle of the nucleus in the transmission of hereditary characters has been generally accepted. Investigators began to see a relationship between the structure of the nucleus and the unit factors recognized by the animal and plant geneticists. That marked a definite trend which culminated in the formulation of the conception that the nucleus was the physical basis of heredity, that in the nucleus are invested the various characters, genes, or unit factors which go to make up the individual. It is only a step further in the advance of the conception to say that the unit factors or genes are lodged in the chromosome since it is the chromosomes that the daughter nuclei receive as such.

This deduction becomes quite logical with a knowledge of the process of nuclear division where at a definite period the chromosomes alone represent the organized nucleus prior to division. And for the time being ignoring the possible rôle of the rest of the cell in heredity, the evidence is apparently overwhelming in favor of the conception that the nucleus is the bearer of hereditary qualities.

The external characters of the individual are internally represented by the unit factors or genes located in the chromosomes. When a form reproduces, it transfers to its offspring through its eggs or sperms all

its characters. These characters in the normal individual have a definite spatial relationship. Roots, stems, branches, node, internode, leaves, tendrills, flowers are arranged in relation to each other and these relations are maintained. The external architecture made up of definite units or organs has its counterpart in the chromosomes. How are the units arranged in the chromosomes? — in a definite serial arrangement — in a definite spatial arrangement. The external architecture of the individual is represented in a nuclear architectural structure consisting of genes.

V

Accepting the chromosome as the bearer of hereditary characters the geneticist has allocated to the chromosomes the unit factors which are responsible for the hereditary characters. The school of MORGAN in America has greatly influenced geneticists all over the world. MORGAN and his co-workers have gathered together a staggering amount of data on inheritance in the fruit fly *Drosophila*. In the animal field this fly has received attention in even greater measure than the evening primrose *Oenothera*, has received among plant geneticists.

The phenomenon of mutation observed by DE VRIES in the primrose, forms an important link in the analysis of the results of the MORGAN school. The inheritance of over 150 characters and mutations has been noted and analysed in the fruit fly by these investigators and an explanation based on the architecture of the chromosomes has been formulated.

The actual methods of manipulation do not concern us here but the interpretation of the numerical data secured in making crosses between individuals differing in one or more characters deserves attention. MORGAN and his school recognize the chromosomes as bearers of hereditary characters. In the fruit fly *Drosophila* the egg contains four chromosomes and the sperm also. The chromosomes are of unequal lengths; the chromosomes in the egg do not differ essentially from those of the sperm except for the presence of a hooklike structure attached to one of the chromosomes in the sperm group of chromosomes. MORGAN and his co-workers have arranged into groups, characters that have been studied and which apparently belong together in the same chromosome. These chromosomes may be visualized as rods of unequal

lengths — the longer the chromosome the greater the number of genes or unit factors that are held together in it. In the chromosome maps submitted by the several investigators of the fruit fly a well defined architecture of the chromosome is given and the positions of the genes as well as the distances between them determined on the basis of the numerical data secured in combining the many mutations in the fruit fly.

VI

In a mating where the female and the male show no obvious differences, the chromosomes of the egg and the chromosomes of the sperm would duplicate each other in the arrangement of the genes very much in the fashion that in equilateral and similar triangles when superimposed upon the other point A will coincide with point A', B with B', and C with C'. Chromosome I of the egg coincides with chromosome I of the sperm, chromosome II with II and equally so with the other two chromosomes. Not only do the chromosomes match up, but since it has been postulated that genes have fixed positions and the spatial relation between the genes is maintained a mating between homologous genes occurs. In the fertilized egg then and in the cells of the mature individual resulting from successive divisions of the fertilized egg the unit characters are present in duplicate in each cell. We shall omit from our discussion the agents in the cells which are held responsible for primary and secondary sex characters.

In a mating where the two individuals show one or more character differences, there is a correlated difference in the genes located in the chromosomes. If two flies are mated the one having vermilion eyes, the other pink eyes, the gene for vermilion eyes would be located at a definite point in a chromosome and the gene for pink would be located in the same position in the homologous chromosome.

From the foregoing it is apparent that the geneticist has created in the chromosome a frame work to which are attached the representatives whether they are called „Anlagen", genes, or unit factors. It is true that the geneticists claim that it is a working scheme very much in the manner that the chemist use the conception of the carbon atom with its valences. Although they may disclaim the conception of a rigid frame work it is interesting to note that the geneticists employ the ob-

servations of the cytologist to support their conception of linear aggregation of genes in the chromosomes.

VII

The large number of observations on the cell in the so-called resting condition show the nuclear contents to be made up of scattered irregular granules connected with thread like structures. It is in the resting condition that the nucleus functions in whatever capacity that it may. How then can that be reconciled with the linear arrangement of the genes as such? The granules and the threads in the active nucleus are the result of the fragmentation of the chromosomes. If a chromosome is broken up into large and small granules how are the genes dispersed in the spherical nucleus? If they are scattered at random how will they find their respective places in the chromosomes when they are formed for the next division?

That has been a controversial subject among the students of the cell and the solution is by no means in sight. The data on the individuality of the chromosomes are voluminous and the adherents of that point of view maintain that even in the so-called resting condition the chromosomes are distinct. Their configuration has been altered as a result of the spinning out or vacuolization of the material that makes up the chromosome. When the time for division comes these antennae like structures are retracted bringing all the scattered elements in line again.

In the division of the body or somatic cells it is found that chromosomes occur in pairs (not to be confused with splitting) — long chromosomes pair off with long, short with short, and the interpretation of this phenomenon is, that maternal and paternal chromosomes pair off or mate up. This assumes not only an individuality of the chromosomes *per se* but it also assumes that paternal and maternal chromosomes remain side by side in the cell. Each cell then has a dual mechanism — one of maternal origin and one of paternal origin. If it is true that maternal and paternal chromosomes retain their individuality in the cell then it must be true that the individuality is maintained from the very moment that sperm and egg unite. In recent years evidence from animal and plant fertilization apparently lend support to that point of view.

Fertilization, the culmination of the sex process in plants and animals is not an intimate indissoluble blending of the chemical substances of egg and sperm but is virtually a side by side mating of the representatives of the male and female cells.

This rather lengthy discussion of the individuality of the chromosome is justified because it forms the bulwark upon which the interpretation of breeding data rests. As one reviews the advances that were made in the field of cell structure and function, definite trends of thought and approach become apparent. It is not within our scope to point out the incoming and receding waves in that branch of knowledge but it is interesting to note that when the geneticist began to use the cell as an instrument for explaining his results, new vistas were opened and new interpretations of older observations were recorded. How much of an *a priori* assumption became identified with observed fact is difficult to say. We know however that data and observations that have not yet received the rigid test of analysis have been employed even in evaluating human individuals and groups of individuals. The acceptance of the doctrine of the individuality of the chromosome in a most rigid sense leaves no room for the influence of external environment.

VIII

The importance placed on the chromosomes as bearers and determiners of hereditary characters has in recent years overshadowed a very interesting series of contributions on the rôle of the cytoplasm of the cell. Some animal eggs show in their cytoplasm before fertilization, internal differences in structure that are definitely correlated with definite structures in the adult. That is particularly apparent in certain eggs which have pigmented and unpigmented zones. The condition of polarity in the egg in some forms is apparent to the eye. In other forms the investments of the egg show whether it is the upper or the lower pole. From the upper pole as a rule the outer germ layer is formed, from the lower pole the inner germ layer is formed. Here then we have a promorphology of the egg, exclusive of the nucleus, which even before fertilization is destined to influence the form of the mature individual.

The interesting light cast on the behavior of eggs without the intervention of sperm — known as parthenogenesis — has indicated the independence of the egg as a cell. Both natural and artificial partheno-

genesis lead to the development of mature individuals and perhaps the most spectacular examples in recent years are LOEB's parthenogenetic frogs raised to maturity from non-fertilized eggs. In lower animals, notably among insects, natural parthenogenesis occurs. The eggs have either x or $2x$ chromosomes and in both instances mature individuals results.

The sperm with its highly complex organization does not respond to artificial stimuli in the sense that the egg does. It cannot be stimulated to divide by itself outside the egg. However when sperms are permitted to fertilize fragmented eggs with or without some nuclear material embryos may reach a certain point of development. Here again in the case of the sperm we have the evidence that in its organization it has the potentialities in it to develop into a mature individual even without the aid of the nuclear material of the egg. When a fragment of an enucleated egg is fertilized by a sperm we have the phenomenon known as merogony. This was first observed in 1887 by O. and R. HERTWIG.

The evidence accumulated by the study of the intimate details of the nucleus has led away from the conception that the whole organization of the cell is responsible for the hereditary expression of the organism. As the minute details of the nucleus have been unfolded more and more, it has generally been accepted that they are correlated with definite structures of the organism. The pendulum has swung back, the ovist and animalculist have again gained the attention of the scientific world. The preformationist doctrine which in the 17th and 18th centuries clogged the channels of scientific advance has been revived. But, instead of being totally speculative in character it has utilized the data available for its support.

In modern times it was AUGUST WEISMANN with his conception of the germ plasm, that part of the organism that remains apparently unmodified by external conditions, who gave the world a resurrected preformationist doctrine. Starting first as a purely formal theory with little empirical basis, it has received remarkable substantiation from cytology. According to WEISMANN the units of heredity are located in the nucleus. The smallest unit is the biophore made up of definite chemical aggregates. A group of biophores constitutes a determinant and numerous determinants an id. The chromosome is made up of a number of ids and is therefore an idant. The whole nuclear material (chroma-

tin) is made up of idants. Here in WEISMANN's conception we have an architectural arrangement which curiously enough, as we have seen, has its homologon in the chromosome maps of the MORGAN school.

To physiologists like JACQUES LOEB the rôle of the sperm is merely chemical and he represents in modern times what BONNET and his school did as defenders of the ovist theory. The preformationist of to-day has reconciled both the ovist and animalculist conceptions. To him the organism has a dual inheritance — the egg nucleus with its definite architecture and the sperm nucleus with its definite architecture exist side by side in the cells of the resultant organism. Whereas the older preformationist conceived the individual in miniature complete in the egg or sperm the preformationist of to-day sees in both the egg and sperm nucleus the outlines of the organism. In reality then, every cell contains two well defined hereditary mechanisms, one from the egg nucleus the other from the sperm nucleus. The old preformationist conceived the miniature embryo as a complicated system of organs and tissues, the modern preformationist sees the organization within a single cell — the egg cell and the sperm cell.

WOLFF with his *Theoria Generationis*, the creator of the school of epigenesis, whose conception has been the basis of experimental embryology, although not entirely neglected, holds but a secondary position in comparison with the modern preformationist doctrine. The pregnant statement of E. B. WILSON in his new edition of his book on the cell sums up the situation as follows: „Fundamentally however we reach the conclusion that in respect to a great number of characters *heredity is effected by the transmission of a nuclear preformation which in the course of development finds expression in a process of cytoplasmic epigenesis.*”

ON THE IRRELEVANT NATURE OF THE QUESTION WHETHER NEW CHARACTERS CAN BE PRODUCED BY FRESH COMBINATIONS OF PRE-EXISTING ONES

by

J. P. LOTSY

The evidence that new forms, new so-called species even, can arise and do arise by hybridization is accumulating with a rapidity which ofcourse is gratifying to the author of this article.

Even those, however, who unreservedly admit this, not infrequently remark that yet hybridization can not be the only cause which underlies evolution, can not be the final cause, because nothing new can arise by fresh combinations of pre-existing characters.

Before discussing this point, I wish to state once more explicitly that I have never maintained that hybridization is the *only* final cause of evolution, but only that, so far, it is — in my opinion — the only cause of change, the existence of which has actually been proved.

Much less cautious therefore are those of my critics, who state that nothing essentially new *can* arise by fresh combinations of pre-existing characters, a statement moreover which does not strengthen their own position in the least as no essentially or unessentially new character has ever been proved to have arisen by any of the various forms of transmissible variability which they consider to be effective causes of evolution.

If we rule out the essentiality or non-essentiality of a character — at best a mere subjective criterion — and limit our discussion to the most general way in which the objection is formulated: „Can new characters arise by fresh combinations of pre-existing ones?“, it is clear that this question is essential only, if we assume that no character is compound; because from the moment that a character can be built up by the combination of two or more pre-existing ones, it is self-

evident that a new character can be formed by such a combination.

As a matter of fact, however, it seems to me that the whole question is antiquated, that it dates from the time that a special organoid gen was made responsible for the origin of each single character, in which case ofcourse no new unit-character could possibly arise by fresh combinations of pre-existing ones, as little as new letters will ever arise in the alphabet by combination of the 26 which compose it.

Whether even then essentially new forms could not arise by fresh combinations of pre-existing ones, consisting of associated unit-characters, is a question which we need not discuss because it must be admitted that *if* all characters were single, *if* each of them were caused by a special organoid gen, we would be forced to assume that *all* genes, now existing, were already present — not necessarily in one kind — but, anyhow in the „tout ensemble” of the most primitive organisms.

The improbability of this contention led DE VRIES to his hypothesis of the formation of new genes in the course of evolution by an assumed process of progressive mutation. This, although it explains nothing as long as no reasonable cause for such a new-formation of genes can be given, yet was a logical conclusion from the pre-conceived idea that every single character was caused by its particular gene.

Such a gene-conception however is no longer tenable.

I may be allowed to quote JENNINGS ¹⁾ in support:

„But this theory of representative particles is gone, clear gone. Advance in the knowledge of genetics has demonstrated its falsity. Its prevalence was an illustration of the adage that a little knowledge is a dangerous thing. The doctrine is dead — though as yet, like the decapitated turtle, it is not sensible of it. It is not true that particular characteristics are in any sense represented or condensed or contained in particular unit genes. Neither eye-colour, nor tallness, nor feeble-mindedness, nor any characteristic is a „unit-character” and it would be a step in advance if that expression should disappear.”

As a matter of fact, the question whether anything new can arise by fresh combinations of pre-existing characters can no longer be considered to be a legitimate one.

A character is *not* caused by the action of a single gene, no matter

¹⁾ Prometheus or Biology and the Advancement of Man. New York, 1925, p. 17 seq.

whether we define the gene as an organoid, as a package of chemicals or as a group of molecules situated at a particular spot in the zygote or gamete, but each and every character is the result of doubtless very complicated occurrences of a physico-chemical nature in that very complex structure which we call protoplasm, taking this term in the sense in which it embraces both the cytoplasm and the nucleus.

In support of this view, which I have repeatedly expressed before, I can again quote JENNINGS¹⁾.

„Into the production of any characteristic has gone the activity of hundreds of the genes, if not of all of them; and many intermediate products occur before the final one is reached. In the fruit fly at least 50 genes are known to work together to produce so simple a feature as the red colour of the eye; hundreds are required to produce normal straight wing, and so of all characteristics.”

I may therefore perhaps be excused, if I am inclined to show some impatience towards those of my critics, who continue to maintain that hybridization cannot be the final cause of evolution because nothing new can be formed by fresh combinations of pre-existing characters or of pre-existing genes.

To me this sounds as if a chemist should maintain that no essentially new substance could be formed by combinations of pre-existing molecules or atoms.

What I maintain is that when we hybridize two gametes, which differ in constitution, we can obtain organisms with characteristics differing from those which we would have obtained by combining each of those gametes with one of its own kind, that by hybridisation we do obtain organisms with new characters.

What I further maintain is that this cause of the origin of new forms is, so far, the only one which has definitely been proved to exist.

Criticism of this standpoint I shall always consider with care and endeavour to do so without prejudice, but I must respectfully beg to be allowed to pass by the objection that nothing new can be formed by fresh combinations of pre-existing characters or genes of any sort.

An organism is not a kaleidoscope of differently colored non-interacting particles, but a highly complicated entity of a particular molecular structure in which countless physico-chemical processes

¹⁾ l. c. p. 19.

take place, the result of which, frequently perhaps also certain phases of which only, cause what the morphologist calls the characters of that entity.

Localisation of certain molecular groups in that structure may be able to assist us in the elucidation of the physico-chemical processes which take place, but real advance can only be hoped from an understanding of those processes themselves.

It is not to morphology but to physiology that I look for real progress.

The train of research should be switched from the line of formalistic mendelism — with heartfelt thanks for services rendered — and put in charge of the physiologist, as soon as the chemist and physicist will be able and willing to lay the required rails.

ORIGIN OF SEX IN THE PHANEROGAMIC FLORA

by

CECIL YAMPOLSKY

(received March 8, 1926)

In a recent publication DE VRIES (9) predicates that hermaphroditism in phanerogamic plants is a derived condition and is therefore geologically the most recent expression of sex. Hermaphroditism is accordingly evolved from a dioecious state. In the natural system of classification of plants genera and species are found which return to the original condition — dioecism. Dioecious forms, heterostylous forms, polygamous forms occur in the upper branches of the family tree but they must be regarded as throwbacks (Rückschläge) from the original state. The atavism exhibited in these reversionary forms is normal although the condition is secondary. Dioecious and polygamous forms following DE VRIES's reasoning are primitive types.

This hypothesis of sex origin is ingeniously employed by DE VRIES to account for the behavior of so-called pseudo-hybrids in his cultures of *Oenothera*. In forms like *Linaria vulgaris*, *Chenopodium vulgare*, and *Brunella grandiflora* self-fertilization leads to the production of seed of three kinds which on germination show their particular character.

$\frac{1}{4}$ yield yellow seedlings — these die before the first leaves appear.

$\frac{1}{4}$ yield green seedlings whose offspring are green.

$\frac{1}{2}$ are like original parent whose seed show — $\frac{1}{4}$ yellow

$\frac{1}{4}$ green

$\frac{1}{2}$ like mother plant.

This is not the result of its hybrid character but due to a mutation in which a lethal factor accounts for the 25 percent yellow seedlings.

Lethal factors may be held responsible for the loss of pigmentation in a branch of a plant, or for the suppression of the male or female ele-

ments in a plant leading either to a polygamous or dioecious condition. Thus in case of dioecism, the loss of one or the other of the sex elements accounts for maleness or femaleness. That there are two kinds of sex cells is seen from the crosses of *Bryonia alba* (hermaphrodite) \times *Bryonia dioica*. In the cross between the hermaphrodite *B. alba* \times the female *B. dioica* all the offspring are female hybrids. Males are not present because they were killed by lethal factors. Apparently the introduction of the conception of lethal factors in the study of genetics has received wide spread acceptance and it has been employed to explain aberrant numerical results in breeding. Lethal factors, selective mortality and the like have in recent years been held responsible for deviations from the one to one ratio of sex in plants. How adequate an explanation is the lethal factor for sex in plants? What evidence has DE VRIES which led him to postulate that hermaphroditism in the phanerogamic flora is a derived condition and therefore is geologically the most recent expression of sex?

The interest in the inheritance and the phenomena of sex in the phanerogamic flora has in recent years led to a series of investigations which instead of clarifying the situation relative to sex, has complicated it all the more. Whereas in the animal kingdom hermaphroditism is well represented in the lower phyla, dioecism is the rule in the higher phyla and especially in the vertebrata. In the plant kingdom the matter is complicated by the presence of two generations — gametophytic and sporophytic.

The sporophytic generation which externally is undifferentiated with respect to sex, in forms as high in the scale of development as the fern, shows sex differentiation in the gymnosperms and the angiosperms.

It is in an examination of the angiosperms and the gymnosperms that we can hope to have a clue to the origin of sex in the phanerogams. Is hermaphroditism the primitive condition or is dioecism? Or are either necessarily derivative conditions? Obligate dioecism, obligate hermaphroditism, as well as any other obligate sex condition have come under grave suspicion with regard to their stability. They have been found not to be mutually exclusive entities.

A general survey of the sexes in the phanerogamic flora undertaken several years ago and published in 1922 [YAMPOLSKY (12)] indicates a very interesting if inconclusive array of facts upon sex forms. On the basis of Engler and Prantl's *Natürliche Pflanzenfamilien* about

125,000 forms were examined with respect to sex and their distribution by families, following Engler and Gilg's Syllabus der Pflanzenfamilien, noted. Altogether forty-three classes of sex and sex combinations are listed by the various authors in the orders of phanerogamic plants. In the following table the number of sex forms have been grouped under five heads, hermaphrodite, monoecious, polygamous polyoecious, and dioecious. Under polygamous are included andro- and, gynomonocious and under polyoecious are included all possible combinations of hermaphrodite, monoecious, dioecious, polygamous forms hence, polygamo-dioecious, trioecious, androdioecious, gynodioecious, etc., etc.

	No. of families	Hermaphrodite		Monoecious		Polygamous		Polyoecious		Dioecious		Total	
		Gen.	Sp.	Gen.	Sp.	Gen.	Sp.	Gen.	Sp.	Gen.	Sp.	Gen.	Sp.
<i>Monocotyledons</i>													
Pandanales . . .	3	—	—	2	24	—	—	2	219	1	1	5	244
Helobiae . . .	7	20	143	6	69	5	8	10	19	12	37	53	276
Triuridales . . .	1	—	—	1	1	—	—	2	41	1	3	4	45
Glumiflorae . . .	2	277	3347	44	294	87	1602	14	962	11	23	433	6228
Principes . . .	1	20	107	105	686	6	19	9	250	20	133	160	1195
Synanthae . . .	1	—	—	6	43	—	—	—	—	—	—	6	43
Spathiflorae . . .	2	28	774	81	810	4	23	3	73	—	—	116	1680
Farinosae . . .	13	113	899	15	563	3	22	5	72	19	179	155	1735
Liliiflorae . . .	9	385	4141	1	1	7	25	3	203	15	276	411	4646
Scitamineae . . .	4	83	918	2	24	1	1	—	—	—	—	86	943
Microspermae . . .	2	463	8045	1	1	2	38	3	26	—	—	469	8110
<i>Dicotyledons</i>													
Verticillatae . . .	1	—	—	1	25	—	—	—	—	—	—	1	25
Piperales . . .	4	11	804	2	8	—	—	4	126	2	4	19	942
Salicales . . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	178	2	178
Garryales . . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	13	1	13
Myricales . . .	1	—	—	—	—	—	—	1	50	2	5	3	55
Balanopsidales . . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	8	2	8
Leitneriales . . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1
Juglandales . . .	1	—	—	6	33	—	—	—	—	—	—	6	33
Batidales . . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1
Julianiales . . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5	2	5
Fagales . . .	2	—	—	7	279	—	—	4	146	—	—	11	425
Urticales . . .	3	—	—	40	297	—	—	39	1038	48	202	127	1537
Proteales . . .	1	50	818	1	2	2	2	2	6	1	65	56	893
Santalales . . .	8	47	488	16	133	—	—	19	407	14	94	96	1122
Aristolochiales . . .	3	10	213	—	—	—	—	3	9	5	20	18	242
Polygonales . . .	1	21	223	1	1	1	15	7	417	4	34	34	690
Centrospermae . . .	9	247	3178	17	52	32	191	16	308	5	10	317	3739

	No. of families	Hermaphrodite		Monoecious		Polygamous		Polyoecious		Dioecious		Total	
		Gen.	Sp.	Gen.	Sp.	Gen.	Sp.	Gen.	Sp.	Gen.	Sp.	Gen.	Sp.
Ranales	18	175	2272	19	105	12	22	28	794	125	896	359	4089
Rhoeadales . . .	6	319	2986	—	—	1	1	4	72	3	4	327	3063
Sarraceniales . .	3	9	105	—	—	—	—	—	—	1	58	10	136
Rosales	17	781	4711	7	18	15	186	26	1175	18	152	847	6242
Pandales	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1
Geraniales . . .	20	270	3974	119	953	16	106	79	2570	118	505	602	8108
Sapindales . . .	22	99	698	141	1030	22	223	45	583	44	311	351	2845
Rhamnales . . .	2	45	418	—	—	6	94	11	450	—	—	62	962
Malvales	8	169	1967	12	159	—	—	6	72	10	13	197	2211
Parietales . . .	29	197	2394	11	415	9	109	44	782	48	250	309	3950
Opuntiales . . .	1	22	1500	—	—	—	—	—	—	—	—	22	1500
Myrtiflorae . . .	19	395	7298	—	—	13	158	14	328	8	39	434	7823
Umbelliflorae . .	3	261	2014	2	27	48	530	17	136	11	24	339	2731
Ericales	6	122	1737	—	—	—	—	—	—	—	—	122	1737
Primulales . . .	3	52	894	—	—	—	—	8	430	5	56	65	1380
Plumbaginales . .	1	10	283	—	—	—	—	—	—	—	—	10	283
Ebenales	4	43	661	1	5	3	8	7	43	6	247	60	964
Contortae	5	543	4044	—	—	—	—	9	211	—	—	552	4255
Tubiflorae . . .	20	1240	13436	1	1	3	21	7	144	12	165	1263	13767
Plantaginales . .	1	1	190	1	1	1	1	2	2	1	7	6	201
Rubiales	5	383	5231	3	5	6	21	26	710	19	111	437	6018
Cucurbitales . . .	1	1	1	52	207	1	1	11	229	41	198	106	636
Campanulatae . .	6	490	6302	9	59	41	335	51	3324	19	416	980	13454

At a glance it is apparent that hermaphroditism is very wide spread. There are only a few orders, with but a small number of families and few forms, that have no representatives in the hermaphroditic group. In both monocotyledons and dicotyledons about 70 percent of the orders have representatives in the hermaphroditic group. If we now turn to the dioecious forms we find their occurrence as wide spread as that of the hermaphrodites, though in smaller numbers. Thirty-one of the 40 orders (77 percent) of the dicotyledons have dioecious forms, 6 of the 11 orders (55 percent) of the monocotyledons. Monoecism occurs in all orders of the monocotyledons, while in the dicotyledons it occurs in about 52 percent of the orders. Here too, then, it is obvious that monoecism is of wider distribution among the monocotyledons than among the dicotyledons, while the opposite is true of dioecism.

The polygamous forms are of greater distribution among the monocotyledons than among the dicotyledons, appearing in 73 and 42 percent of the orders respectively. The same is true of the polyoecious forms which appear in 82 and 68 percent of the orders respectively.

From this it will be seen that different sex forms, as given in this table (excepting the dioecious) are more widely distributed among the monocotyledonous than among the dicotyledonous orders.

It seemed of interest to determine, if possible, the relative distribution of the groups of sex forms (given in the table) in the evolutionary scheme. In order to do this, the middle value, that is the point below and above which 50 percent of the forms occur, was determined for each group. Further, the first and third quartiles, the points up to which 25 and 75 percent respectively occur, were determined in order to get an idea of the range of distribution in the various groups. The species were used for this calculation.

The number of species in the families are, of course, very unequal. However, for the most part the inequalities are distributed quite uniformly throughout the whole evolutionary line and while we may not, of course, say that hermaphroditism or some other sex form has reached its highest development at any particular point, yet we may say approximately how far along in the evolutionary scale we have to go to find a certain percent of the various sex forms and thus have some sort of a basis of comparison as to the distribution of hermaphroditism, monoecism, etc.

In the table have been indicated the orders in which the middle point (*), and the first and third quartile (°) fall. The rectangles bound the portions in each group below and above which 25 per cent of the forms lie. Below are given, in summary form, the families of monocotyledons and dicotyledons for which $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$ of the forms are found for the various sex groups. Occasionally two families are given when the figure desired fell within the two.

	Monocotyledons	Dicotyledons
Hermaphrodites	$\frac{1}{4}$ Rapataceae, Bromeliaceae (Farinosae) $\frac{1}{2}$ Dioscoreaceae, Iridaceae (Liliiflorae) $\frac{3}{4}$ Orchidaceae (Microspermae)	Cneoraceae, Rutaceae (Geraniales) Melastomaceae, Oenotheraceae (Myrtiflorae) Solanaceae, Scrophulariaceae (Tubiflorae)
Monoecious	$\frac{1}{4}$ Cyperaceae, Palmae (Glumiflorae, Principes) $\frac{1}{2}$ Araceae, Lemnaceae (Spathiflorae) $\frac{3}{4}$ Araceae, Lemnaceae (Spathiflorae)	Platanaceae (Rosales) Callitrichaceae (Geraniales) Hippocastanaceae (Sapindales)

	Monocotyledons	Dicotyledons
	$\frac{1}{4}$ {	Araliaceae (Umbelliflorae)
Polygamous	$\frac{1}{2}$ { Gramineae (Glumiflorae)	Compositae (Campanulatae)
	$\frac{1}{4}$ {	Compositae (Campanulatae)
Polyoecious	$\frac{1}{4}$ Gramineae, Cyperaceae (Glumiflorae)	Leguminosae (Rosales)
	$\frac{1}{2}$ Cyperaceae (Glumiflorae)	Anacardiaceae (Sapindales)
	$\frac{3}{4}$ Palmae (Principes)	Valerianaceae (Rubiales)
Dioecious	$\frac{1}{4}$ Palmae (Principes)	Menispermaceae (Ranales)
	$\frac{1}{2}$ Centrolepidaceae (Farinosae)	Euphorbiaceae (Geraniales)
	$\frac{3}{4}$ Haemadoraceae (Liliiflorae)	Symplocaceae (Ebenales)

Several points of interest are apparent from these results. In both the monocotyledons and the dicotyledons the larger percentage of hermaphrodites are distributed among the newer orders, i. e. those nearer the end of the evolutionary series. *From this alone, if we consider that the sexes have been developed independently along several lines, we might argue that hermaphroditism is the primitive condition, — these orders are not yet old enough to have developed much beyond hermaphroditism.* In the monoecious group the point up to which there are 50 per cent of the species in both monocotyledons and dicotyledons falls approximately at the centre of the series of orders and there is a fairly uniform distribution of monoecious forms in both directions from this point. Polygamous forms are more restricted. In the monocotyledons by far the largest per cent of all polygamous forms are found in one family, the Gramineae. In the dicotyledons half of the total polygamous forms are distributed through the entire series of orders, the other half are included in one family, the Compositae. It is curious that in both large classes of flowering plants we have polygamy represented in so pronounced a degree in two families with such large numbers of species. In the *Gramineae*, the forms are mostly andromonoecious in the *Compositae* gynomonoeious. In the monocotyledons the third quartile occurs in the order next to the one in which the middle point is found, while in the dicotyledons the forms making up the third quartile are distributed through 14 orders, so that 75 percent is not reached until the Rubiales, almost at the end of the series. In the monocotyledons the first 25 percent of the dioecious forms fall below the order *Principes*. The middle point is in the *Farinosae*, almost as far along as the middle point for the hermaphrodites which falls in the next order, the *Liliiflorae*. The third quartile of the dioecious forms falls in this

latter order, so that in the monocotyledons dioecious forms are well represented in old and new orders, although a larger percentage falls in the older orders than in the newer ones. In the dicotyledons the first quartile is in the *Centrospermae*, further down in the scale of evolution than any other group, that is the dicotyledons have comparatively greater numbers of dioecious representatives in the older orders. However they are well represented in the new orders too, as can be seen by the fact that 75 percent of the forms are distributed as far along the evolutionary series as the *Ebenales*.

It is obvious from the data at hand that our knowledge of sex forms in spite of the intensive work that has been done in many directions, is fragmentary. Until there shall be a greater accumulation of data it will be difficult to say with any degree of exactness what the sex tendencies in the flowering plants are. An examination of forms other than hermaphroditic has brought out the interesting facts that while hermaphroditism is numerically by species and genera by far the most common condition, the tendency for sex separation (assuming hermaphroditism as the primitive condition) is present in all the orders and in 63 percent of the families. Such an assumption, however, does not preclude the possibility of reversions from sex separation to hermaphroditism. One may, if one wishes, make out an equally strong case for reversion to hermaphroditism from dioecism. From the table it is evident that hermaphroditism with the exception of the narrow gap between the *Salicales* and *Urticales* is represented in practically every order. Dioecism, numerically not as great as hermaphroditism, is of even wider distribution. With hermaphroditism and dioecism at the extremes of an evolutionary series we can conceive of development in either direction. Such development may be likened to a chemical mass action. Some change in the balance may shift the action in one or the other direction. We may perhaps express this action in the conventional manner, thus hermaphroditism \rightleftharpoons dioecism.

What is the evidence that hermaphroditism is a derived condition? Inasmuch as DE VRIES presents no data for his assumption we must conclude that he did not take in consideration the large amount of work that had been done on sex and sex distribution in the phanerogamic flora. If, however we wish to speculate on the origin of sex in the sporophytic generation we encounter the difficulty that the sporophyte in the *Bryophytes* and *Pteridophytes*, the nearest relatives of the phane-

rogams, issexually undifferentiated. That would argue for hermaphroditism as the primitive condition, since the sporophyte gives rise to spores which are potentially monoecious or either male or female. The study of distribution of sexes certainly does not substantiate the assumption that hermaphroditism is a derived condition any more than it does that dioecism is a derived condition.

Does form or function determine sex?

It is generally known that sex in plants is recognized by the flower. It is also generally known that in many plants which outwardly are apparently normal, since the hermaphrodite flower shows no degeneration of sex elements, the male and female elements of the same flower do not function together. Self pollination does not take place. Cross pollination does take place so that in the latter instance physiological dioecism exists. We can readily differentiate between morphological dioecism and functional dioecism and also between physiological polyoecism and morphological polyoecism.

Morphological sex forms

Hermaphrodite — male and female elements in the same flower.

Monoecious — male and female flowers distinct but on the same plant.

Andromonoeci-

ous — plant with hermaphrodite and male flowers.

Gynomonoecious — plant with hermaphrodite and female flowers.

Polygamous — plant with hermaphrodite, male and female flowers on same plant.

Dioecious — male and female flowers on separate plants.

Androdioecious — group of plants containing hermaphrodite and male individuals.

Gynodioecious — group of plants containing hermaphrodite and female individuals.

Polygamodioeci-

ous — plants of different sex, male and female, where one or the other or both have a few flowers of the opposite sex or hermaphrodite flowers or both.

- Trioecious** — group of plants containing male, female and hermaphrodite individuals.
- Polyoecious** — group of plants containing two or more sex forms

Physiological sex forms.

- Hermaphrodite** — pollen and eggs functional, flowers self-fertile.
- Monoecious** — pollen incapable of fertilizing egg of same flower or egg incapable of being fertilized by pollen of own flower, but flowers of the plant cross fertile.
- Gynomonoecious** — flowers for the greater part self-fertile, other flowers with egg only functional.
- Andromonoecious** — flowers for the greater part self-fertile, other flowers with pollen only functional.
- Polygamous** — flowers for the greater part self-fertile, other flowers function as males or females.
- Dioecious** — plants that are totally self-sterile but cross-fertile.
- Gynodioecious** — self-fertile plants and plants whose pollen is functionless.
- Androdioecious** — self-fertile plants and plants whose eggs are functionless.
- Polygamodioecious** — plants functionally dioecious, on the male few flowers functionally hermaphrodite or female, on the female few flowers functionally hermaphrodite or male.

These two groups although morphologically different — are physiologically equivalent. The question then arises what determines sex, form or function? Here great confusion exists. SHULL (6) in his work on *Lychnis* and VALLEAU (8) on *Fragaria* speak of somatic hermaphrodites which in their genetic behaviour are called males. According to these two investigators function determines the sex and their somatic hermaphrodites are genetic males. CORRENS (2) and BATESON (1) in crosses of *Lychnis dioica* \times *L. alba* recognize the sex of their hybrids on the basis of form since these hybrids are sterile.

Morphological sex intergradation although not recognized by that name by the early investigators has long since been observed and

described by the old botanists. Pistillody of stamens, staminody of pistils, the appearance of male flowers on the female plant and female flowers on the male plant has frequently been described. This I have discussed more fully in an earlier publication (10). The inheritance of sex in species that exhibit a mixed distribution of the sex element has been the subject of a large number of investigations. It is in the study of these forms that the explanation has been offered that a lethal factor is at work suppressing individuals of a certain sex (VALLEAU).

The large number of observations made by SCHAFFNER (5) on alteration of sex in plants as a result of change in environment and the recent work of MAEKAWA (3) on transitions of sex in *Arisaema japonica* show that change of environment may change the sex expression of the individual. The classic example of alteration of sex in plants is that of *Lychnis dioica* when attacked by the fungus *Ustilago violacea*, STRASBURGER 1900, (7).

Not only may sex be changed as a result of environmental influences but in the natural cycle of a plant the sex may be different at the end of a season than it was in the beginning. To illustrate, monoecious plants of *Mercurialis annua* kept under observation during their entire season show the following production of flowers during the growing period.

[illegible]

Plant	Sept. 27			Oct. 3			Oct. 12			Total		
	♀	♂	♂	♀	♂	♂	♀	♂	♂	♂	♂	♂
	Fls.	Fls.	Fls.	Fls.	Fls.	Fls.	Fls.	Fls.	Fls.			
3—1	102	91	24	500	100	—	1000	200	200	∞ + 2502	583	541
3—2	130	130	80	400	480	500	360	480	120	∞ + 3446	4892	3251
3—3	340	360	20	200	50	—	800	400	—	∞ + 1920	1906	182
3—4										∞	10	4

For three months these plants produced only female flowers which were functional as shown by sister plants which were pollinated by males and set seed profusely. They were therefore female plants at that time. Beginning with the fourth month both male and hermaphrodite flowers were produced and the plants were thus polygamous.

From the large array of data in the plant kingdom it becomes clear that sex is not an obligate condition. A close examination of dioecious forms shows that between males and females as the extremes a great number of intergrading forms are present and maleness and femaleness are but extremes of a variable condition.

It seems like a far cry from the explanation of sex forms on the basis of lethal factors to aberrant ratios in plant breeding. If it can be established that lethal factors are at work in the plant kingdom influencing sex expression so that atavism becomes a normal condition as DE VRIES maintains for dioecism, no question can be raised relative to the action of lethal factors in any group of plants. The concept of the lethal factor as having a definite locus in the chromosome has been used to great advantage by the MORGAN school of geneticists and the effects of that factor may be seen in the fruit fly *Drosophila*, in the embryonic, the larval, or the pupal stages. How the gene does its work is not known. It is not supposed to produce a deadly poison but it produces some change in the germ cell or the embryo which interferes with normal development. Lethal effects may not be entirely due to a gene in a chromosome, but lethal effects may result from the absence or addition of chromosomes or parts of chromosomes. (MORGAN et al. 4).

The behavior of an organism becomes more and more restricted to its chromosomal structure and the epigenetic and environmental factors become less and less significant. This conception is advanced by many geneticists to explain the reactions of the living organism. While it is not our province now to point out the morphological and physio-

logical disturbances in the plant traceable to environmental factors, we must emphasise the fact that the sex expressions in plants do not adhere to predetermined factors located in the chromosomes. We have seen that sex can express itself in a multiplicity of forms and furthermore that controlled environmental conditions may change sex expression in plants.

Selective mortality offered as an explanation for the appearance of sex forms other than hermaphrodite must be held untenable. Certainly the evidence is lacking that dioecism is a reverted condition.

BIBLIOGRAPHY

1. BATESON, W. Mendel's Principles of Heredity. Cambridge, 1909.
2. CORRENS, C. Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. IV and 81 pp., Berlin, 1907.
3. MAEKAWA, T. On the phenomena of sex transition in *Arisaema Japonica* Bl. Journ. Col. Ag. Hokkaido Imperial Univ. XIII, part 3, pp. 217—305, May 1924.
4. MORGAN, T. H., BRIDGES, C. B., STURTEVANT, A. H. Genetics of *Drosophila*, Bibliographia Genetica II, pp. 1 - 262, 1925.
5. SCHAFFNER, J. H. Experiments with various plants to produce change of sex in the individual. Bul. Tor. Bot. Club 52, pp. 35—47, Feb. 1925.
6. SHULL, G. H. Reversible sex mutants in *Lycium dioica*. Bot. Gaz. 52, pp. 329, 1911.
7. STRASBURGER, E. Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl. 20, 1900.
8. VALLEAU, W. D. The inheritance and flower types and fertility in the strawberry. Am. Jour. Bot. 10, pp. 259—274, 1923.
9. DE VRIES, H. Ueber Scheinbastarde, Naturwis. 12, pp. 161—165, 1924.
10. YAMPOLSKY, C. The occurrence and inheritance of sex intergradation in plants, Am. Jour. Bot. 7, pp. 21—38, Jan. 1920.
11. — Further observations on sex in *Mercurialis annua*. Am. Nat. 54, pp. 280—284, May-June, 1920.
12. YAMPOLSKY, C. and H. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora, Bibliotheca Genetica III, 1922.

NOTE ON THE SYMBOLIZATION OF FLOWER-COLOUR FACTORS IN PISUM

by

HANS and OLOF TEDIN (Svalöf, Sweden) and S. J. WELLENSIEK
(Wageningen, Holland)

(Received April 4, 1926)

In recent years the symbolization of flower-colour factors in *Pisum* has been subject to much confusion. In his „Present State” ORLAND WHITE (1917, p. 503, 554—555) listed the two then known factors as *A* and *B*, which symbols had first been used by TSCHERMAK, while LOCK had used *C* and *P*. According to WHITE *A* by itself gives pink while *B* together with *A* gives purple. KAJANUS and BERG (1919, p.4) used the symbols *R* and *G* for the same factors.

In 1920 HANS TEDIN published the results of investigations, showing the existence of three factors, which he called *A*, *B* and *C*. *A* is a fundamental factor for colour giving light-purple by itself; *B* gives pink together with *A*; *C* together with *A* gives violet, while all three together give purple (1920, p. 72). Hence TEDIN's *C* is identical with WHITE's *B* and this led WELLENSIEK (1925, p. 361—362) to retain WHITE's *B* for the purpling factor and to use A_1 and A_2 instead of TEDIN's *A* and *B*. HANS and OLOF TEDIN (1926, p. 104—105), however, pointed out the identity of *A* (WHITE) with *A* (TEDIN 1920) [= A_1 (WELLENSIEK 1925)] and changed the symbols A_1 and A_2 of WELLENSIEK into *A* and A_1 , using *B* for the purpling factor. In a short note WELLENSIEK (1926, p. 359) drew attention to the fact that A_1 [= *A* (TEDIN 1920)] gives light-purple while *A* (WHITE) gives pink, so that these two factors cannot be identical; therefore he retained his A_1 .

A correspondence on the subject between the present authors has led to mutual understanding and to an agreement as to the symboli-

zation of the factors in question. Although the effect of A (TEDIN 1920 and 1926) is not the same as the effect, ascribed by WHITE and others to A (WHITE), it is most probable, that linkage relations established for A (WHITE) are also true for A (TEDIN) and therefore we have agreed to retain the symbol A for the fundamental colour-factor. Thus in symbolizing pure lines, we have to set AB (TEDIN 1920) = A (WHITE), but as symbols for loci in the chromosomes we have A (TEDIN) = A (WHITE). As to the second factor the symbol A_2 has priority over A_1 , but since the indication A_2 becomes rather absurd when A_1 is abolished, and because the factor in question has been discovered by HANS TEDIN, we agreed to use the symbol A_1 first used by HANS and OLOF TEDIN (1926). Hence:

A : fundamental factor for flower-colour, giving *light-purple* by itself.

A_1 : together with A , without B , gives pink.

B : together with A gives violet, together with A and A_1 gives purple.

The factor A (WHITE) is considered to be absolutely coupled with a number of other factors (cp. WHITE 1917, p. 505) and this absolute coupling is also true for our A , described above. With regard to this coupling many investigators (e. g. WHITE 1917, p. 505; KAPPERT 1924, p. 2; HANS and OLOF TEDIN 1925, p. 103—104) prefer to consider the assumed coupled factors as in reality only one pleiotropic one, and, if so, our new A is not only the fundamental factor for flower-colour, but also for indenting of seeds, for seed-coat colour, seed-coat-spotting, seed-coat-marbling except the ghost-marbling, for leaf-axil colour and also for violet and red pod-colour (cp. WELLENSIEK 1925, pp. 429, 415).

In accordance with this view the symbols previously used for the factors coupled with A , to wit L_1 , G_e , E , M_1 and C are abolished and in consequence L instead of L_2 and M instead of M_2 may be used for indenting of seed-coat, resp. for marbling of seed-coat. It is true that one of us (WELLENSIEK 1925, p. 429) was inclined to keep the factors, assumed to be absolutely coupled, separate, but since there is every reason to believe in a pleiotropic effect of A , we agreed to use only one symbol.

LITERATURE CITED

- KAJANUS, B., und BERG, S. O.: Pisum-Kreuzungen. (Arkiv f. Botanik 15, Nr. 19, 1919, 18 p.).
- KAPPERT, HANS: Über die Zahl der unabhängigen Merkmalsgruppen bei der Erbse. (Zschr. f. ind. Abst. u. Vererb. L. 36, 1924, 1—32).
- TEDIN, HANS: The inheritance of flower colour in Pisum. (Hereditas 1, 1920, 68—97, 2 fig., 1 pl.).
- TEDIN, HANS and OLOF: Contributions to the genetics of Pisum IV: Leaf axil colour and grey spotting on the leaves. (Hereditas 7, 1926, 102—108, 2 fig.).
- WELLENSIEK, S. J.: Genetic Monograph on Pisum. (Bibliogr. Genetica 2, 1925, 343—476, 4 fig.).
- WELLENSIEK, S. J.: Pisum-Crosses II. (Genetica 7, 1926, 337—364).
- WHITE, ORLAND E.: Studies of inheritance in Pisum II. The present state of knowledge of heredity and variation in Pisum. (Proc. Amer. Phil. Soc. 56, 1917, 487—588).
-

BOEKBESPREKING

EXPERIMENTEEL DOOR BASTAARDEERING VERKREGEN NIEUWE SOORTEN

BLACKBURN, KATHLEEN B., and J. W. HESLOP HARRISON, 1924. Genetical and cytological studies in hybrid roses. I. The origin of a fertile hexaploid form in the *pimpinellifoliae-villosae* crosses. W. 2 pls. Brit. J. of exp. biol. I, p. 557—570.

CLAUSEN, R. E., and T. H. GOODSPEED, 1925. — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-Tabacum* hybrid, an experimental verification of Winge's hypothesis. W. 6 figs. Genetics 10, p. 278—284.

TSCHERMAK, ERICH, und HUBERT BLEIER, 1926. — Ueber fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde. (Beispiele für die Entstehung neuer Arten durch Bastardierung). Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1926, H. 2., S. 110—132.

Hoezeer de systematiek met het oude soortsbegrip in een impasse is geraakt, is door de onderzoekingen der laatste jaren meer en meer gebleken. Inderdaad ligt, een punt waarop LORSY herhaaldelijk heeft gewezen, de oorzaak van alle moeilijkheden in het feit, dat men bij de beschouwing van de gezamenlijke levende wezens niet uitgaat van de individuen, of nog juister van de gameten, maar deze binnen engere of wijdere grenzen groepeerd en wel rond om het gemiddelde, dat men dan als het type aanneemt, waaruit de andere vormen zouden zijn ontstaan. Voor velen heeft daardoor de „soort” een groote mate van realiteit gekregen in plaats van een zuivere abstractie te blijven.

Gaan wij nu van de individuen uit, dan blijkt, dat deze, met weinige uitzonderingen, bv. in die gevallen, waarin de geslachtelijke voortplanting verloren is gegaan, onder hun nakomelingen diversiteit vertoonen, wat er op wijst, dat die individuen uit de vereeniging van ongelijke geslachtscellen zijn ontstaan, m. a. w. bastaardnatuur hebben. De

mate van diversiteit der nakomelingschap, en vooral ook de mate van fertiliteit, is daarbij voor systematici het zeer subjectieve criterium, waaruit zij opmaken of het individu bastaard is dan wel tot een variable soort gerekend moet worden.

Gaan wij van dit punt uit, dan is het van de grootste beteekenis, ten einde de oogen der systematici voor de mogelijkheid van het ontstaan van nieuwe „soorten” door bastaardeering te openen, die gevallen scherp te belichten, waarin opvallend constante fertiele soorten uit de vereeniging van twee door hen erkende „soorten” zijn ontstaan.

Een drietal onderzoekingen, aan het hoofd van deze bespreking genoemd, bieden daartoe een opmerkelijke gelegenheid.

Zij hebben alle gemeen, dat de nieuw ontstane soorten een hooger aantal chromosomen bezitten, dan de som der chromosomen van beide gameten, en wel door een proces van verdubbeling. Zij sluiten zich daardoor aan bij het onderzoek van Miss DIGBY aan *Primula Kewensis*, waar door kruising van *P. floribunda* en *P. verticillata*, elk met 9 chromosomen in de kiemcellen, een onvruchtbare bastaard met 18 chromosomen in de diploide phase ontstond, welke echter een vruchtbare knopvariatie met 36 chromosomen leverde, die de direct vrijwel konstante vruchtbare „soort” *Primula Kewensis* voortbracht. Intusschen hebben we hier nog met een uitgestelde verdubbeling te doen. Nader verwant met de te beschrijven onderzoekingen is de vondst van BREMER bij een bastaard van *Saccharum officinarum* ($n = 40$) met *Saccharum spontaneum* ($n = 56$). Men zou daaruit een bastaard, met 96 chromosomen in de diploide kernen, verwachten, terwijl het gevonden aantal, 136, zich slechts laat verklaren door aan te nemen, dat de 40 *officinarum*-chromosomen zich onmiddellijk verdubbeld hebben. Het feit, dat BREMER's onderzoek uitwees, dat deze $2 \times 40 + 56$ chromosomen in staat zijn 68 gemini te vormen verklaart ongetwijfeld de groote mate van vruchtbaarheid.

In aansluiting hieraan wil ik het onderzoek van BLACKBURN en HARRISON bespreken. Dit handelt over een paar in Engeland voorkomende bastaarden van het geslacht *Rosa*. Het is door onderzoekingen van TÄCKHOLM en van bovengenoemde auteurs gebleken, dat de cytologie van de meeste *Rosa*-„soorten” volkomen er op wijst, dat zij bastaarden zijn. De hier besproken bastaarden zijn *R. Sabini* en *R. Wilsoni*, beide behorend tot de groep *Pimpinellifoliae* \times *tomentosae*. Daarbij is op te merken, dat *R. Sabini* en de daarmee nauw verwante

vormen steeds met *R. tomentosa* voorkomen, waaruit af te leiden is, dat deze soort als moeder moet beschouwd worden, terwijl omgekeerd *R. Wilsoni* onveranderlijk met *R. pimpinellifolia* voorkomt, zoodat *R. Sabini* en *Wilsoni* als reciproke bastaarden moeten worden beschouwd.

Alvorens nu de cytologie dezer beide bastaarden te vergelijken moge iets over de cytologie van *Rosa* in 't algemeen worden opgemerkt. Het grondgetal der chromosomen is in dit geslacht 7, waaruit wij ons de serie 14, 21, 28, 35 etc. tot zelfs 56, opgebouwd kunnen denken.

De tetraploide vormen, dus die met 28 chromosomen in de vegetatieve kernen, komen in twee typen voor:

1. gebalanceerde, welke zich bij de reductiedeeling normaal gedragen en die zoowel micro- als macrosporen met 14 chromosomen leveren, en
2. niet-gebalanceerde. Bij dit type en bij de pentaploide vormen is de reductiedeeling zeer onregelmatig en wel dermate, dat de functioneel pollenkorrels kernen hebben, die niet de helft van het somatische aantal chromosomen hebben of eenig willekeurig aantal, doch uitsluitend 7 chromosomen. Daarentegen bevatten de eikernen der niet-gebalanceerde tetraploiden 21 chromosomen, die der pentaploiden 28 chromosomen.

Aangezien nu de tot de groep *tomentosae* behoorende vormen pentaploid zijn, de *pimpinellifoliae* daarentegen gebalanceerde tetraploiden, zou het resultaat moeten zijn, dat *tomentosae* ♀ × *pimpinellifoliae* ♂ $28 + 14 = 42$ chromosomen, *pimpinellifoliae* ♀ × *tomentosae* ♂ daarentegen $14 + 7 = 21$ chromosomen in hun vegetatieve kernen bevatten.

In werkelijkheid werden echter de volgende resultaten verkregen: *R. Sabini* (het onderzochte materiaal was vermoedelijk *R. tomentosa* var. *sylvestris* ♀ × *R. pimpinellifolia* ♂) bleek 42 chromosomen te hebben. De reductiedeeling der microsporemoedercellen is zeer onregelmatig, zoodat geen goede pollenkorrels worden gevormd.

Rosa Wilsoni daarentegen heeft eveneens 42 chromosomen en toont een zeer regelmatige reductiedeeling. In tegenstelling met *R. Sabini*, komen univalente chromosomen in geringen getale voor en zijn er aanduidingen, dat zij in bepaalde gevallen ontbreken. Het geheele verloop der reductiedeeling is voorts zoo regelmatig, dat, op hooge uitzonderingen na, normale tetraden ontstaan en derhalve zelden ondeugdelijke pollenkorrels worden gevormd. Uit dit proces kan opgemaakt worden, dat elk chromosoom zijn homoloog vindt en aangezien uit het voor-

gaande te verwachten was dat *Rosa Wilsoni* 21 chromosomen zou hebben is de aanwezigheid van 21 paar homologe chromosomen niet anders te verklaren dan door aan te nemen, dat de 21 chromosomen zich door splitsing verdubbeld hebben. Hiervoor pleit ook, dat inderdaad 7 bivalente chromosomen als grooter dan de overige konden worden onderscheiden; deze stellen de verdubbelingen der van het *pimpinellifolia*-pollen afkomstige chromosomen voor.

Uit het slot van het artikel wil ik nog de volgende zin citeren:

„From a theoretical standpoint the case of *R. Wilsoni* is of enormous interest, for it affords us an insight into the mechanism by which a fertile hexaploid form could arise from a cross between lower members of a polyploid series and assures us that hybridity does play a part in the evolution of such a group.”

Het artikel van CLAUSEN en GOODSPEED over de kruising *Nicotiana glutinosa* \times *Tabacum* is nog overtuigender dan het hiervoor besprokene. Kan men daar nog verschillende tegenwerpingen maken: nl., dat het onderzoek wilde bastaarden betreft, waarvan de afstamming, hoe goed deze ook geargumenteed moge zijn, toch nog een element van onzekerheid in zich heeft, en voorts, dat ook de nakomelingschap der volkomen vruchtbare bastaarden, niet onderzocht is, en, tegen de verwachting in, mogelijk zeer heterogeen zou kunnen zijn, tegen het hier behandelde materiaal kunnen dergelijke bezwaren niet gelden.

Nicotiana glutinosa heeft als haploid chromosomenaantal 12, *N. Tabacum* 24. In 't algemeen is de bastaardeering moeielijk; de weinige gevormde zaden hebben geringe kiemkracht, de planten die er uit ontstaan zijn zwak. Slechts de kruising *Nicotiana Tabacum* „Cuba” $\varnothing \times$ *glutinosa* δ gelukt gemakkelijk; goede kiemkrachtige zaden worden in overvloed gevormd en de planten die zich daaruit ontwikkelen vertoonen een normale groei. Zij blijken echter volkomen steriel te zijn.

Daarentegen ontstond uit een kruising: *glutinosa* $\varnothing \times$ *tabacum* var. *purpurea* δ één plant, die volkomen steriel was, een tweede die gedeeltelijk fertiel was. Deze laatste leverde bij zelfbestuiving zonder moeilijkheden kiemkrachtig zaad, dat een F_2 -generatie van 65 planten opleverde. Deze 65 planten waren, met één enkele uitzondering, zeer uniform en in hoofdzaak gelijk aan ter vergelijking gekweekte F_1 -planten. Deze laatste waren als gewoonlijk geheel steriel, de F_2 -planten daarentegen fertiel, zij het ook in iets geringere mate, dan de gewone soorten.

Het cytologisch onderzoek van de F_1 - en F_2 -planten geeft een volledige verklaring der verschijnselen. De onvruchtbare F_1 -planten vertoonen een zeer onregelmatige reductiedeeling, waarbij vele univalente chromosomen achterblijven. Het aantal der chromosomen was ongetwijfeld 36. De F_2 -planten daarentegen vertoonen een regelmatige reductiedeeling, hoewel kleine onregelmatigheden voorkomen. Het aantal chromosomen bleek hier 36 voor de generatieve kernen te zijn. Ook hier dus een verdubbeling van het aantal chromosomen, welke eveneens, daar 36 bivalente chromosomen regelmatig in de metaphase optreden, slechts door splitsing der gezamenlijke van beide ouders afkomstige chromosomen, kan worden verklaard.

Het derde onderzoek, van TSCHERMAK en BLEIER, betreft de kruising *Aegilops* \times *Triticum*. Kruisingen van dit type zijn sinds langen tijd bekend en komen, blijkens onderzoekingen van VAVILOV, ook in de natuur veelvuldig voor. In 't algemeen zijn de F_1 -bastarden volkomen of bijna volkomen steriel; slechts af en toe vormen zich kiemkrachtige zaden. Toch gelukte het reeds aan GODRON door terugkruising van den bastaard *Aegilops ovata* \times *Triticum vulgare* met *Triticum vulgare* een konstanten vorm te verkrijgen. Ook aan TSCHERMAK gelukten deze kruisingen, en wel met *Aegilops ovata* als moederplant en verschillende *Triticum*-soorten: *vulgare*, *durum*, *turgidum*, *Spelta*, *dicoccum*, *dicoccoides*, *polonicum* en *monococcum* als vaderplanten. Enkele malen gelukte een reciproke kruising. Eveneens gelukte bastaardeering van andere *Aegilops*-soorten nl.: *ventricosa*, *cylindrica* en *speltoides* met *Triticum*-soorten. Evenals GODRON slaagde ook TSCHERMAK er in door terugkruising van een *Aegilops-Triticum*-bastaard met *Triticum* min of meer constante vormen met sterk verhoogde vruchtbaarheid te krijgen. Inmiddels is het van grooter belang op den eigenlijken kern van dit artikel in te gaan.

Naast de bastarden met zeer geringe vruchtbaarheid ontstonden nl. in twee kruisingen planten, die reeds in F_1 in hoge mate vruchtbaar waren en die tevens, met enkele, door ongewenschte kruisbestuiving te verklaren, uitzonderingen, onmiddellijk en blijvend constant bleken te zijn.

De eerste kruising is *Aegilops ovata* \times *Triticum dicoccoides*, welke één vruchtbaren bastaard opleverde, waaruit zes generaties werden gekweekt (ca. 200 exemplaren), welke alle zonder één enkele uitzondering volkomen aan de F_1 -plant gelijk waren.

De tweede kruising is *Aegilops ovata* \times *Triticum durum* (violette tarwe); deze leverde 4 vruchtbare F_1 -planten op, welke zich eveneens meerdere generaties lang constant toonden, met uitzondering van enkele, wellicht als spontane bastaarden te verklaren, afwijkers.

Het cytologisch onderzoek, door BLEIER uitgevoerd, geeft voor het gedrag der vruchtbare bastaarden een verklaring, die volkomen met de voor *Nicotiana* en *Rosa* gegevene overeenstemt. De ouders der beschreven fertiele bastaarden, *Aegilops ovata*, *Triticum dicoccoides* en *Tr. durum* hebben alle 14 chromosomen in de haploide kernen. De fertiele bastaarden daarentegen hebben 28 chromosomen haploid, waaruit af te leiden is, dat zowel de 14 *Aegilops*- als de 14 *Triticum*-chromosomen zich verdubbeld hebben. Daarmede gepaard gaat een in 't algemeen regelmatige reductiedeeling, hoewel vaak enkele chromosomen bij de heterotypische deeling later dan de meerderheid naar de polen gaan. BLEIER meent echter de mogelijkheid open te moeten laten voor het voorkomen van onregelmatigheden, waardoor meerdere of mindere mate van pollensteriliteit verklaard zou kunnen worden.

Verder merkt hij op: „Aus den verschiedenen Ausnahmefällen der im allgemeinen normal verlaufenden Reduktionsteilung kann man erkennen, dass der konstante *Aegilotriticum*bastard doch noch nicht ganz konsolidiert ist. Wenn man bedenkt, dass in jeder Zelle zwischen Chromosomen und Plasma Wechselwirkungen stattfinden, und dass in unserm Fall *Triticum*-Chromosomen mit *Aegilops*-Chromosomen und *Aegilops*-Plasma zusammenwirken müssen, so sind derartige Störungen der Harmonie sehr leicht verständlich.“

De hier weergegeven onderzoekingen geven alle een groote steun aan een door WINGE ontwikkelde hypothese ter verklaring van het feit, dat veelal in een geslacht de aantallen der chromosomen der verschillende soorten veelvoud zijn van een voor dat geslacht kenmerkend grondgetal. Het is niet noodig deze hypothese uiteen te zetten, aangezien zij de basis vormt der boven gegeven verklaring in elk der drie onderzoekingen.

Een consequentie der hypothese is, dat de ontstane bastaarden homozygoot moeten zijn, wat voor de *Rosa*-bastard niet is nagegaan, voor de beide anderen echter inderdaad het geval schijnt te zijn.

Voor den *Aegilops-Triticum*-bastard wordt deze konstantheid echter mogelijk verstoord door de disharmonie tusschen het protoplasma en de ingevoerde *Triticum*-chromosomen.

Omtrent de oorzaak der verdubbeling valt weinig te zeggen. Hoewel het voor de hand ligt te meenen, dat de bastaardeering de verdubbeling veroorzaakt zou hebben, is dit zonder meer verklaring, aangezien vrijwel elke bevruchting in meerdere of mindere mate bastaardeering is. Wellicht kan het verschijnsel een gevolg zijn van een zekere disharmonie, ontstaan ten gevolge van bastaardeering, tusschen kern en protoplasma, welke een in bepaalde mate labiele toestand in het leven roept. In het geval van *Primula kewensis* kwam deze eerst in een latere vegetatieve cel tot uiting, bij de beschreven drie onderzoekingen echter vermoedelijk direct na de bevruchting. Dat de oorzaak echter niet of niet steeds gelegen is in relatief geringe verwantschap der gekruiste vormen blijkt wel uit het feit, dat verdubbeling ook binnen de „soort” voorkomt, gelijk bv. bij *Datura Stramonium*. Dat men echter in geen geval gerechtvaardigd zou zijn het verschijnsel aan het toeval toe te schrijven blijkt wel daaruit, dat TSCHERMAK uit de kruising *Ae. ovata* \times *Tr. durum* vier F_1 -planten kweekte, die alle hun chromosomenaantal verdubbeld hadden. Daarentegen wijst het feit, dat een herhaling van dezelfde kruising geen enkele vruchtbare bastaard opleverde, er op, dat ongetwijfeld binnen de soorten bestaande individuele verschillen van beteekenis zijn voor het tot stand komen der verdubbeling.

Wat echter ook de directe aanleiding moge zijn, er is wel komen vast te staan, dat verdubbeling gepaard gaande met kruising van verschillende, erkende „soorten”, nieuwe „soorten” doet ontstaan, die in konstantheid in geenen deele voor de oude soorten onderdoen, integendeel deze zelfs kunnen overtreffen.

H. N. KOOIMAN.

GAIRDNER, A. E., 1926. — *Campanula persicifolia* and its tetraploid form, „Telham Beauty”, W. 4 textfigs. and 3 plates. Journal of genetics 16, p. 341—351.

Nadat het samenvattend overzicht over de verdubbeling der chromosomen in drie zoo verschillende groepen als *Rosaceae*, *Solanaceae* and *Gramineae* reeds was afgedrukt, komt mij een nieuwonderzoek onder de oogen, dat wel is waar in zijn resultaten niet gelijk is aan de hierboven beschreven verschijnselen, maar er zich toch op dezelfde wijze als het *Saccharum* onderzoek van BREMER bij aansluit.

Campanula persicifolia is een vaak gekweekte sierplant, die in verschillende kenmerken, b.v. kleur en vulling der bloemen, diversiteit vertoont. Wat de herkomst der als *persicifolia* gekweekte vormen is, is mij onbekend. Niet onwaarschijnlijk lijkt, dat, gelijk bij vrijwel alle gekweekte planten, min of meer uiteenlopend materiaal tot de vorming is gebruikt. Hoewel een zekere stabiliteit in de soort aanwezig is, ontstond herhaalde malen uit kruising van verschillende *persicifolia*-planten (*persicifolia* is zelfsteriel) een „varieteit” *nitida*, die wegens haar bijzondere kenmerken wel als afzonderlijke „soort” kan worden aanzien. Het is een zelfsteriele dwergvorm, ca. 15 cm. hoog, met kleine, dikke, donkergroene bladeren, terwijl het vruchtbeginsel merkwaardigwijze vrijwel bovenstandig is.

Als zaailing van *persicifolia* is tevens ontstaan „Telham Beauty”, een drie voet hoge plant met zeer veel vlakkere bloemen dan de 2 voet hoge *persicifolia*; de vorm is zelffertil. Bij zelfbevruchting is de nakomelingschap zeer heterogeen. De onderstelling, dat Telham Beauty uit kruising van *persicifolia* met *turbinata* zou zijn ontstaan wordt door GAIRDNER onwaarschijnlijk genoemd.

Het cytologisch onderzoek geeft enkele belangrijke feiten te zien. *C. persicifolia* heeft diploid 16 chromosomen, evenals *nitida*, Telham Beauty daarentegen 32. Deze laatste is gekruist met *persicifolia* en *nitida* en het materiaal cytologisch onderzocht. Daarbij kan steeds verwacht worden, dat F_1 planten $8 + 16 = 24$ chromosomen in hun somatische kernen hebben.

Dat dit niet steeds het geval is blijkt uit het volgende tabelletje.

	F_1 .	Aantal planten.	diploid aantal chromosomen
Telham Beauty \times <i>persicifolia</i>	4	24
„	5	24—25
„	1	32
Telham Beauty \times <i>nitida</i>	7	24
„	1	?16
„	1	28—30
„	1	32
<i>nitida</i> \times Telham Beauty	1	24
„	1	32

Hoewel dus 17 planten (waarin begrepen 5 planten met 24—25) 24 chromosomen hebben, staan er niet minder dan 4 tegenover, waarvan het aantal chromosomen gedecideerd hoger is. Dit kan natuurlijk ten deele aan onregelmatigheden in de reductiedeeling bij Telham Beauty worden toegeschreven. Deze zijn inderdaad waargenomen.

Uit de kruising *nitida* ♀ × Telham Beauty ontstonden 3 F₁ planten, waarvan 2 cytologisch werden onderzocht; een ervan bleek 24 chromosomen te hebben, de andere 32. Deze laatste, 14³, had het uiterlijk van Telham Beauty en gaf bij zelfbestuiving 18 normale en 2 dwergachtige (*nitida*) planten, en wat bloemkleur betreft 5 blauw, 9 heterozygoot blauw, 5 wit, wat op een genotypische formule Aaaa wijst. Daar de gebruikte *nitida* witbloeiend was, moet de bastaard aa van de moederplant, door een proces van verdubbeling, ontvangen hebben.

Opmerkelijk is hierbij, dat, terwijl in 't algemeen de F₁-planten een onregelmatige reductiedeeling vertoonen, in 14³ de reductiedeeling vrijwel normaal moet verlopen, aangezien bijna al het pollen goed is.

Omtrent het ontstaan van Telham Beauty merkt GAIRDNER op: „In the tetraploid no evidence of secondary association of the bivalents forming quadrivalents has been observed. BELLING distinguished between tetraploidy and polyploidy on the ground that true tetraploids with 4 identical chromosomes formed quadrivalents in diakinesis at metaphase, while in polyploid forms only bivalents formed. However, in *P. sinensis*, which is tetraploid in the sense of having 4 strictly homologous chromosomes, the formation of quadrivalents is the exception. It is not therefore possible to draw any conclusion from the absence of quadrivalents as to whether Telham Beauty is originally derived from the doubling of the chromosomes in a hybrid. On the other hand, the present work has shown that diploid gametes occur not infrequently in *C. persicifolia*, and the meeting of two of these may have been the origin of the *Campanula* Telham Beauty.”

In verband met het bovenstaande is het niet ondienstig te wijzen op het verschil tusschen de in het samenvattend referaat beschreven bastaarden tusschen weinig verwante vormen en de op eenigerlei wijze door verdubbeling van chromosomen ontstane tetraploid Telham Beauty. In het eerste zijn n.l. chromosomen samen gekomen, die zoo weinig homolog zijn, dat de affiniteit der door splitsing van elk chromosoom ontstane chromosomen absoluut overheerscht. Het gevolg daarvan is constante vormen, die als diploiden te beschouwen zijn met een

verhoogd aantal chromosomen. Dit is niet het geval indien nauw verwante vormen gekruist worden of indien de verdubbeling tot stand komt door de vereeniging van twee diploide gameten van eenzelfde „soort”. Een plant van de genetische formule AAaa gedraagt zich niet als een homozygoot maar zal de gameten AA, Aa en aa leveren en dus bij zelfbevruchting splitsen. Aangezien dit bij Telham Beauty het geval is en deze zelf een zeer heterogeene nakomelingschap geeft („Offspring so raised from it have been a heterogeneous lot, with corolla-shapes ranging from the large saucer form of Telham Beauty to small almost sessile flowers opening flat and with stigmas spreading somewhat like those of *C. grandis*”) moeten wij haast wel aannemen, dat Telham Beauty uit een kruising van twee duidelijk verschillende doch nauw verwante soorten is ontstaan.

H. N. KOOIMAN.

BABCOCK, ERNEST BROWN, and HARVEY MONROE HALL, 1924. — *Hemizonia congesta*. A genetic, ecologic and taxonomic study of the hay-field tarweeds. W. 4 fgs. a. 7 pl. University of California publications in botany, Vol. 13, No. 2, p. 15—100.

Dit onderzoek, dat sinds 1912 door HALL, sinds 1915 speciaal genetisch door BABCOCK' gedaan werd, is van een bijzondere beteekenis als illustratie van het wezen van een syngameon en tevens zeer dienstig tot het verwerven van een inzicht in de phylogenie binnen de polymorphe soort.

Hemizonia congesta, een endemische onkruid-composiet, is een polymorphe groep van uitsluitend zelfsteriele vormen, die alle met elkander volkomen vruchtbaar zijn. De schrijvers merken dan ook op, dat “As viewed from the standpoint of genetics, each of the units thus far characterized by the taxonomist seems to consist entirely of heterozygous plants, while many intermediate variations, these also heterozygous, have been found.” Met “the units” bedoelen zij hier een aantal door hen “subspecies” genoemde, door oudere systematici als soorten beschreven groepen uit dit syngameon. Hoezeer een scheiding der vormen des te minder mogelijk bleek naarmate meer materiaal werd onderzocht blijkt wel uit het volgende citaat:

“The present writers earnestly desired, in the interest of stability, to follow a middle course (d. w. z. tusschen de aanname van een groot aan-

tal microspecies en die van één enkele alle vormen omvattende soort); and so they attempted to conserve as species such well-known forms as *congesta*, *luzulaefolia*, and *Clevelandi*. But this hope is now abandoned, for it is seen that such a method arbitrarily breaks a complete network of forms into several more or less convenient portions."

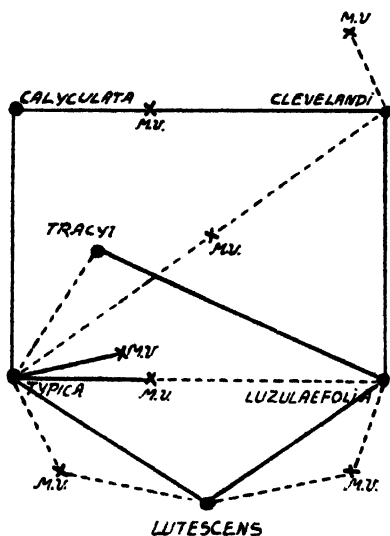
Wij hebben hier dus ongetwijfeld met een zeer fraai voorbeeld van een syngameon te doen, waarin slechts arbitrair linneonten kunnen worden onderscheiden. Als zoodanig, onder den term „subspecies", waaraan zij inderdaad ook phylogenetische waarde toekennen: "a more or less definite evolutionary unit, which is itself composed of still smaller units or forms", onderscheiden zij een zestal groepen, *lutescens*, *typica*, *luzulaefolia*, *Tracyi*, *caliculata* en *Clevelandi*, en bovendien een aantal minder opvallende groepen, "minor variations", welke zij t.d. door kruising der "subspecies" ontstaan achten.

Ten einde de phylogenie dezer groep na te gaan zijn de verschillende „subspecies" nauwgezet onderzocht en wel speciaal die kenmerken welke van belang werden geacht voor het differentieren der vormen. Daarbij werd in ieder geval nagegaan, aan de hand van door BESSEY in 1915 aangegeven regels, welke phylogenetische waarde eenig kenmerk heeft. Zoo wordt op grond van den vorm van de vruchten der straalbloemen, een tendens tot reductie der inflorescentie en een excentrische positie van verspreidingsgebied, de subspecies *Clevelandi* als een jong phylogenetisch type aangezien, *lutescens* daarentegen, op grond van haar bloemkleur als phylogenetisch ouder dan *typica*.

Het is echter duidelijk, dat het steunen op dergelijke uitteraard dogmatische regels uitermate gevaarlijk is. In de eerste plaats toch is het onzeker, wat als primitief is aan te zien; wat primitief lijkt kan inderdaad gereduceerd zijn en ook geeft de dominantie-verhouding tusschen twee kenmerken allermint een zekere basis voor het bepalen van wat als primitief is aan te zien. Het is bovendien zeer gevaarlijk een groep met een primitief kenmerk als primitief te beschouwen, zelfs ook indien in zulk een groep een grooter of kleiner aantal „primitieve" kenmerken vereenigd zijn. Vooral in een syngameon als dit, dat op kruisbevruchting is aangewezen, kan te eeniger tijd elke denkbare combinatie van kenmerken ontstaan, zoodat zelfs een groep, die door louter „primitieve" kenmerken gekarakteriseerd is, een zeer recente oorsprong kan hebben.

Inmiddels hebben de auteurs gemeend de „subspecies" *lutescens* als

het primitieve type te mogen beschouwen, daar het verschillende, door hen als primitief beschouwde, eigenschappen in zich vereenigt, geographisch beschouwd een centrale positie te midden der overige „subspecies” inneemt en geen sterk gespecialiseerde eigenschappen vertoont. Tot staving van deze opvatting voeren zij aan, dat “It has in



Schema van door BABCOCK en HALL binnen het syngameon *Hemizonia congesta* onderstelde verwantschapsbetrekkingen.

garden cultures proved to be capable of producing types resembling *luzulaefolia* in size and habit of plant, while a few *lutescens* plants, of known pedigree, have borne white or practically white flowers.” Inderdaad ligt het m.i. meer voor de hand aan te nemen, dat het uitgangsmateriaal onzuiver was voor de kenmerken, waarinde beide subspecies verschillen.

Zij komen voorts tot nevenstaande de stamboom of liever verwantschapsopstelling, die ik naar hun uitvoeriger figuur vereenvoudigd weergeef.

Hierin stellen de getrok-

ken lijnen grooter zekerheid, de gestippelde vermoeden der afstamming voor en staat „M.V.” telkenmale voor “minor variation”. Als hoofdlijnen van ontwikkeling worden daarbij door de auteurs beschouwd: 1. *lutescens*-*typica*-*calyculata* en 2. *lutescens*-*luzulaefolia*-*Clevelandi*.

Hierboven heb ik er reeds bezwaar tegen gemaakt een bepaalde vorm als primitief en dus als eenig uitgangspunt voor de phylogenie der groep aan te nemen. Doet men dit, dan kan men er met BABCOCK en HALL toe neigen, mutatie als oorzaak der evolutie in deze groep aan te nemen. Afgezien van eenig principieel bezwaar mutatie zonder dwingende bewijzen te accepteren, is dit voor een in zoo hooge mate heterozygote groep van zelfsteriele planten, en waarin door systematici erkende „soorten” met elkander volkomen fertiel zijn, een aanname, die

niet met de door de schrijvers aangevoerde argumenten aannemelijk te maken is. Welke kenmerken door combinatie van genen te verschijn kunnen komen, welke rol koppelingsverschijnselen spelen, en andere vragen meer, liggen te ver van hun beantwoording af, dan dat een onverwacht verschijnsel door het aannemen van mutatie, dat de breede rug in de *Genetica* voorstelt, „verklaard” mag worden. “Hence, there can be little doubt, that inheritance in this group is based primarily on genes and genic differences arise bij mutation.”

In een geval als dit ligt het wel meer voor de hand kruising voorop te stellen. Wanneer wij uitgaan van de vooronderstelling, dat de oorspronkelijke „soorten” nog voorkomen, dan zou, volgens de geografische verspreiding voor de hand liggen uit te gaan van de kruising *typica* \times *lutescens*, welke de beide meest centrale „soorten” zijn. Echter blijkt uit de kaart, welke de verspreiding der verschillende vormen aangeeft, dat een groot aantal andere oorspronkelijke combinaties mogelijk zijn, zoo, b.v., *lutescens* and *luzulaefolia*. Het is echter geenszins ondenkbaar, dat de oorspronkelijke soorten verdwenen zijn en nog beter lijkt mij de voorstelling, af te zien van werkelijke uitgangsoorten, maar uit te gaan van een groot syngameon *Hemizonia*, dat te eeniger tijd uit eenig ander compositensyngameon, door isolatie is ontstaan. Zulk een syngameon heeft de plasticiteit zich te ontwikkelen al naar gelang van de omstandigheden, het is veranderlijk van samenstelling, groepen scheiden zich er van af, kiezen een eigen ontwikkelingsrichting. De systematicus, die op een gegeven oogenblik den toestand van het syngameon, of liever van fragmenten daarvan waarneemt zal er steeds centra in aantreffen, die hij als soorten meent te kunnen samenvatten. Het zijn, voor wie de beweging van zulke syngameonten door de mogelijke vormenreeks in den loop der tijden zou kunnen zien, slechts tijdelijke evenwichtstoestanden, die men zich, b.v. door het verbreken van een koppeling, verschoven kan denken.

Want dit is juist, wat bij het waarnemen van een dergelijk syngameon, het aanvaarden der evolutie door kruising zoo uiterst waarschijnlijk maakt, dat in elke generatie alle mogelijke kruisingsproducten opnieuw worden voortgebracht en er aldus een automatische instelling is op alle mogelijke condities waarbij eenige binnen het syngameon mogelijke vorm zich kan handhaven. Hoezeer dit ook op *Hemizonia* van toepassing is moge blijken uit het volgende citaat:

“*H. congesta lutescens* and *luzulaefolia*. — This natural hybrid oc-

curs abundantly where the ranges of the parents meet, and its origin has been demonstrated by its production in artificial crosses. The hybrids exhibit all shades of color in the ligules from the yellow of one parent to the white of the other. They have been studied in the field chiefly along the northeast shores of San Francisco Bay. This locality is ~~wit~~ in the area belonging to *luzulaefolia*, which is here abundant, but directly across the bay to the west is an abundance of *lutescens*. It is probable that seeds of this yellow flowered subspecies are occasionally blown or otherwise carried across the bay, which is 3 km. wide at San Pablo Strait, and give rise to colonies on the east side. Sometimes, as near San Pablo, the type locality of *lutescens*, these colonies occupy several hectares, but they soon mingle with the white subspecies with the result that there are intervening belts several kilometers wide in which are found an abundance of hybrids of varying shades of yellow."

H. N. KOOIMAN

ERNST, A., 1925. — Genetische Studien über Heterostylie bei *Primula*. M. 2 Tafeln u. 3 Textfig. Archiv der Julius Klaus-Stiftung f. Vererb.forsch., Sozial-Anthropol. u. Rassenhygiene I, p. 13—62.

Langen tijd gold het heterostylie-probleem als erfelijkheid~~s~~probleem voor principieel opgelost. *Primula* is heterodistyl: er bestaat een kortstijlige vorm, waarbij de antheren hoog in de kroonbuis zijn ingeplant en een langstijlige vorm, waarbij de antheren laag zijn ingeplant en beide vormen komen in de natuur in vrijwel gelijk aantal voor. Uit onderzoekingen van BATESON en GREGORY aan *Primula Sinensis* was met zeer groote waarschijnlijkheid gebleken, dat de heterostylie op één paar factoren zou berusten. De langstijlige vorm is homozygoot recessief, (aa) de korstijlige heterozygoot (Aa) en aangezien illegetieme kruising (langstijl \times langstijl) in 't algemeen bij heterostyle vormen weinig fertiel is, legitieme dus vrijwel geheel de nakomelingschap doet ontstaan, is daarmee de verhouding van lang- en kortstijlige vormen in de natuur in goede overeenstemming.

Echter komen als hooge uitzonderingen in verschillende *Primula*-soorten vormen voor, die of lange stijl met hoogingepante antheren of korte stijl met laagingepante antheren vereenigen. Men heeft vaak

getracht dit te verklaren door aan te nemen, dat deze de extremen zijn van fluctuerende variabiliteit. DARWIN nam aan, dat het terugslagen waren tot een primitiever bloemtype, BATESON en GREGORY, dat de ontwikkeling der lange stijl geremd wordt door bepaalde kleurfactoren van den bloem. Ook UBISCH verklaart de door haar bij *Pr. malacoides* gevonden kort- en langstijlige en homostyle vorm door een samenwerking van twee factorenparen, waarbij AB kortstijlig, aB langstijlig, ab homostyl (subheterostyl) zijn.

Deze aanname kan echter verschillende feiten niet verklaren, b.v. niet het voorkomen bij één soort van een homostyl langstijlige vorm en van een homostyl kortstijlige vorm.

ERNST heeft nu, ter verklaring van de oudere gegevens en van zijn uitvoerig doch nog niet afgesloten onderzoek, een hypothese opgesteld, die in alle opzichten ter verklaring der waarnemingen voldoet. Hij neemt n.l. aan, dat de lengte van een stijl bepaald wordt door een factor A, de plaatsing der antheren door een factor B, waarbij

A = kortste stijl, a = lange stijl, B = hooge implantatie der antheren, b = lage implantatie der antheren. Daarbij zijn A en B, a en b, zeer sterk gekoppeld, zoodat slechts bij hooge uitzondering gameten Ab en aB worden gevormd.

De consequentie van deze hypothese is, dat normale kortstijlige vormen Aa Bb zijn, normale langstijlige vormen aabb, waarbij de eerste de gameten AB en ab, de laatste ab geeft. Een kortstijlige vorm van *Pr. hortensis* gaf echter bij kruising zoowel met een normale langstijlige *Pr. hortensis* als met langstijlige *Pr. hirsuta* in beide reciproke richtingen slechts heterostyle kortstijlige (n^{\vee}) en homostyle langstijlige (h^{-}) nakomelingen in gelijk aantal. Verklaring hiervoor geeft het ontstaan der kortstijlige plant uit de gameten AB en aB. Deze vormt dan opnieuw deze beide gameten, welke met de ab-gameten der langstijlige normale vorm (n^{-}) de combinaties AaBb (n^{\vee}) en aaBb (h^{-}) geven.

Een verdere consequentie is, dat binnen dezelfde soort een tweede afwijkende combinatie denkbaar is, n.l. tengevolge der vorming van Ab-gameten, welke tegelijkertijd met de aB gameten moeten ontstaan. Inderdaad heeft ERNST beide vormen in *Primula viscosa* in de natuur gevonden en aanvullende onderzoekingen zijn in gang, welke m.i. ongetwijfeld de hypothese zullen bevestigen. Zeer belangrijke resultaten hebben zij intusschen ten opzichte van een tweede, in dit stuk eveneens voorloopig behandelde, probleem, dat der steriliteit, reeds

opgeleverd. Echter is ook hier het onderzoek nog in vollen gang.

In het algemeen is door DARWIN vastgesteld, dat de legitieme bevruchtingen, veel gemakkelijker slagen en meer zaad opleveren, dan de illegitieme. ERNST geeft echter voor de mate van vruchtbaarheid de volgende criteria:

1. de zelffertiliteit neemt toe, al naar gelang de afstand tusschen stempel en antheren geringer is.

2. bij soorten met sterk ontwikkelde heterostylie is meestal het eene type zelffertieler dan het andere; bij de groep der *Vernales* is dit het langstijlig type, bij de *Auriculae* daarentegen het kortstijlige.

3. de zelffertiliteit is grooter naarmate de heterostylie variabel is.

Door het onderzoek van ERNST is nu gebleken, dat niet de kruising tusschen individuen, zooals die in de natuur door insectenbestuiving min of meer noodzakelijk is, de fertiliteit bepaalt, maar de plaatsing der organen in de bloem.

„Bezeichnen wir also, wie im Vorstehenden schon mehrfach geschehen ist, in leichter Abänderung der früheren Definition mit legitim nicht die Bestäubungen zwischen verschiedengriffligen Individuen, sondern zwischen gleichhochstehenden Organen, mit illegitim diejenigen zwischen Antheren und Narben in ungleicher Höhenlage, so sind ganz allgemein die Selbstbestäubungen, von h^- und h^+ -Typen als legitime Bestäubungen fertiler als die illegitimen Selbstbestäubungen von n^- und n^+ . Illegitime Fremdbestäubungen sind fertiler als Selbstbestäubungen, der grösste Grad der Fertilität wird durch legitime Fremdbestäubung erreicht, sowohl bei n^- und n^+ , wie bei den h^- und h^+ -Typen“. Daarbij meent ERNST dat mogelijk „Konzentrationsunterschiede oder ein bestimmtes Konzentrationsgefälle irgendwelcher Substanzen in verschiedenen Höhenlagen der Reproduktionsorgane den Erfolg oder Misserfolg einer Bestäubung bestimmen, wobei nicht nur die Beeinflussung der Vorgänge der Pollenkeimung und des Pollenschlauchwachstums sondern auch der Frucht- und Samenbildung in Frage kommen“.

Ook betreffende de beteekenis van dit onderzoek voor de phylogenie van de heterostylie wil ik nog een zin citeren.

„Merkmale, die unabhängig von einander vererbt werden können, brauchen, auch wenn sie in bestimmter Kombination einen ökologisch wirksamen Apparat bilden, nicht gleichzeitig und als Einheit entstanden zu sein. Dem kombinierten Auftreten der Heterostyliemerkmale (verschiedene Griffellänge und Antherenstellung) kann sehr wohl eine Entstehung der Einzelmerkmale auf dem Wege über richtungslose Kleinmutationen vorausgegangen sein.“ Afgezien van de „Kleinmutationen” (of breede rug der Genetica) kan ik deze opvatting slechts onderstrepen. Het feit, hoe ver wij ook van de verklaring afstaan, bestaat, dat kruisbestuiving bij de meeste organismen een krachtiger nakomeling-schap heeft, dan zelfbestuiving. Onderstelt men nu een oorspronkelijker toestand, waarin slechts homostyle, zoowel kort- als langstijlige, vormen voorkwamen en neemt men aan dat in een bastaard van zulk een kort- en langstijlige vorm de oorspronkelijke koppeling (aB) (Ab) verbroken raakte om plaats te maken voor de koppeling (AB) (ab), dan is er reden om te onderstellen, dat deze toestand, wijl ze gunstige omstandigheden inhield voor kruisbestuiving, bestendig bleef en ten slotte eindigde met de oude toestand te overwinnen. Zoo beschouwd ontstond niet de heterostylie, omdat deze conditie ecologisch gunstig is, maar wel konden om deze reden de heterostyle vormen terrein behouden en winnen. Intusschen wil ik dit niet als de verklaring opwerpen, doch alleen als mogelijke verklaring tegenover die der „Kleinmutationen”.

H. N. KOOIMAN.

TH. S. PAINTER. Mammalian spermatogenesis. (Journal of exp. Zool. Vol. 37. p. 291).

Omtrent het aantal chromosomen van den mensch is men het sedert verscheidene jaren oneens. Von WINIWÄRTER had, in 1914, 47 chromosomen bij den man beschreven, waaronder één x-chromosoom. GUYER en later WIEMAN vonden er, eveneens in den testikel, 24. Het x-chromosoom had volgens deze beide onderzoekers een paarling vergelijkbaar met het bekende y-element. Onlangs werd ook in cellen van het menscheijk amnion door GROSSER het diploide aantal 24 vermeld.

Thans verschijnt weer een, met dat van VON WINIWÄRTER vergelijkbaar, zorgvuldig onderzoek van PAINTER, die over zeer goed versch

gefixeerd materiaal beschikt, nl. de testikel van een blanke en van twee negers, welke onmiddellijk na de exstirpatie (onder plaatselijke verdooving) waren gefixeerd. Hij nadert weer tot het getal van v. WINIWÄRTER, vindt echter niet 47, doch 48 chromosomen bij den man, zoowel met een x - als met een y -chromosoom. Alle andere chromosomen hebben een paarling van gelijke grootte, doch het x -chromosoom heeft in de rijpingsdeeling een veel kleiner paarling, in gedrag tijdens de mitose overeenkomend met het y -chromosoom, dat de schrijver reeds vroeger bij *Opossum* had gevonden. Bij de rijpingsdeeling gaat x naar de ééne, y naar de andere pool. Na de reductiedeeling blijven 24 chromosomen over, die volgens PAINTER vermoedelijk door de andere onderzoekers voor het ongereduceerde aantal zijn aangezien.

Dit opstel, met afbeeldingen der chromosomenparen (van zeer verschillende grootte) verlicht, geeft tevens een tabel van de vroegere onderzoekingen over de chromosomen van den mensch, waarvan enkele nog slechts een historische waarde hebben, daar ze aan onvoldoende, dikwijls te laat gefixeerd, materiaal zijn verricht.

M. A. VAN HERWERDEN.

WITSCHI, E., 1923. — *Über geographische Variation und Artbildung*. Revue Suisse de zoologie 30, p. 457—469.

In dit interessante artikel geeft de auteur een overzicht van het voorkomen van hermaphroditisme bij *Rana temporaria*. In 't algemeen neemt men aan, dat kikkers eenslachtig zijn. Volkomen hermaphrodieten komen echter voor, zoodat in een enkel geval zelfs zelfbevruchting mogelijk was. Veelvuldiger komt echter hermaphroditisme bij jonge dieren voor, hoofdzakelijk als proterogynie der mannetjes, en dit is in verschillende mate het geval bij verschillende locale rassen. Zoo ontbreekt het practisch bij alpenrassen terwijl daarentegen bij rassen uit Freiburg, Breslau enz. de jonge dieren voor 100 % wijfjes zijn, waarvan 50 % proterogyne mannetjes. Deze rassen zijn niet te beschouwen als modificaties maar als erfelijk verschillende rassen. Bij cultuur in afwijkend milieu blijkt de nakomelingschap gelijk te zijn aan die in het oorspronkelijke; bovendien blijkt bij kruising de genetische constitutie overgedragen te worden op de nakomelingschap.

Uit laboratoriumproeven blijkt, dat de temperatuur in sterke mate de geslachtsverhouding beïnvloedt. Zoo geven Alpenkikvorschen normaal 50 % ♀ en 50 % ♂, in de koude 50 % hermaphrodieten en 50 % ♀; in de hitte worden de ♀ in ♂ omgevormd. Nu heeft de auteur helaas niet nagegaan of de in het experiment verkregen hermaphrodieten erfelijk gemodificeerd waren. Wel bleek hem echter, dat geslachtsrijpe hermaphrodieten, in de natuur voorkomend, en door hem beschouwd als met de experimenteel verkregen modificaties vergelijkbare dieren, zich constitutioneel als wijfjes gedragen.

De auteur besluit daaruit, dat in het parallellisme tusschen bepaalde geographische rassen en de experimenteel verkregen hermaphrodieten, die *niet* erfelijk zijn, een nog onopgelost probleem verborgen ligt.

Volgens den schrijver kan nu het volgende ons nader brengen tot een inzicht in het probleem der geographische rassen. Bij de censlachtige rassen zijn de ovariën duidelijk grooter dan bij de tot hermaphroditisme neigende. Bij raskruising gedragen de bastaarden zich gewoonlijk in dit opzicht intermediair. Zoo geeft Freiburger (hermaphr. tendenz) \times Davoser, dieren met ovariën, die iets kleiner zijn dan bij Davosers. Bij kruising van Davoser ♀ \times Freiburger hermaphrodiet ♂ trad daarentegen een luxurieeren der ovaria op, hoewel eerder verwacht werd, dat de ovaria kleiner zouden zijn door de inwerking van „männchenbestimmende Faktoren”. De auteur verklaart nu het verschijnsel door aan te nemen: „Die Verstärkung der weiblichen Tendenz der Spermiën kann nur die Folge des Umstandes sein, dass ihre Bildung in einem Ovar drin, also in nächster Nähe von weiblichem Keimdrüsengewebe erfolgte.” Es ist nun im vorliegenden Falle . . . sehr wahrscheinlich, dass es solche Ovarialhormone waren, welche in den Spermien eine Verstärkung der weiblichen, resp. eine Herabsetzung der männlichen Tendenz bewirkten.” Schrijver noemt dit: Phänotypische Induktion.”

H. N. KOOIMAN.

REGISTER.

- Acaena* 367.
— *inermis* × *sanguisorba* 368.
Adaptation 437 sq.
AEBLY — chemical interpretation of hybridisation a. segregation 405 sq.
AITON, on copperbeech 242.
Alang-alang 306.
Alchemilla 177.
ALLAN on wild hybrids in New-Zealand 287-292.
Alnus incana × *glutinosa* 334.
Alytes obstetricans 395.
Andropogon nardus 318.
— *Sorghum* 318.
Antirrhinum majus, mutations 429 sq.
— *majus* × *glutinosum* 436.
— *majus* × *sempervirens* 436.
Ardjoeno (Sugar-cane) 293, 310.
Arisaema, transitions of sex in — 530.
ARISTOTLE 507.
ASCHERSON on copperbeech 241.
— a. GRAEBNER 334.
Aster 335.
BARCOCK on *Crepis*-hybrids (Review) 170.
— a. HALL on *Hemizonia congesta* 546.
Bandjarmasin hitam (sugar-cane) 293.
BARBER 315.
BATESON on crest-form 105.
— on sex in *Lychnis* 529.
BATESON a. PUNNETT 247.
Batjan (Sugar-cane) 293, 310.
BAUMANN 194.
BAUR on mutations in *Antirrhinum* 429 sq.
— a. KRONACHER on „Mele” sheep 481 sq.
Belle de Châtenay (Pea) 3, 31, 338.
— × Haarsteegsche 6, 9, 12, 15, 37, 57.
BERTILLON on eye colour 68, 85.
Betula alba 490.
— *ambigua* 336, 496.
— *carpatica* 334, 491.
— *concinna* 493, 495.
— — × *pubescens* × *verrucosa* 335, 495.
— — × *verrucosa* 336, 496.
— *coriacea* 491, 492.
— *glutinosa* 336, 496.
— *humilis* 493.
— *laciniata* 334, 491.
— — list of hybrids 493 sq.
— *Murithii* 334, 491, 496.
— *nana* 334, 489, 492, 493.
— *obscura* 334, 491.
— *pubescens* 490, 493.
— — × *verrucosa* 495.
— *tortuosa* 490, 491, 493, 495.
— *Ullepschiana* 334, 491.
— *urticaefolia* 334, 491.
— *verrucosa* 490, 492.
Birth-rate, monthly. SANDERS 86—101.
Black Borneo (Sugar-cane) 310.
Black Cheribon (Sugar-cane) 293.
BLACKBURN a. HARRISON on *Rosa* 177, 536 sq.; on *Salicaceae* 320.
BLAKESLEE on *Datura* 417 sq., bud-mutation in *Datura* 426 sq.
Bliss Abundance (Pea) 3, 31
— × Haarsteegsche 6, 9, 14, 25, 57.
BLUMENBACH on nissus formativus 400.
BOLK 85.
BOMMER on *Nothopanax*, 439.
BOND on eye colour 85.
BONNIER 396.
BOVERI 308.
BRAINERD on *Viola* 177.
Brassica oleracea 370.
BRAUN BLANQUET on *Pri-*
mula 221, on *Ligularia a. Saxifraga* 446.
Breeder-tulips 115.
BREMER on *Saccharum* 293
— 322, 423, 537.
BRICQUET on *Lamium* 254, 263.
BRIDGES on *Drosophila* 274.
Brunella grandiflora, sex. 521.
BRYN on eye-colour 67, 69, 70, 85.
Bryonia alba × *dionca*, sex. 522.
Bud-mutations 425 sq.
BUSER on *Alchemilla* 177.
Cactaceae 178.
Cancer 336.
Canidae, hybrids 452.
CARX, HILBORN on. 307 sq.
CASTLE 136.
Celastrus scandens 436.
Celmisia 367.
— *Traversii* × *verbascofolia* 368.
CHEESEMAN on *Melocope Mantellii* 288; on *Veronica Kirkii* 292.
Chenopodium vulgare 521.
Chimaera's 425 sq.
Chrysanthemum, TAHARA on — 308.
— *leucanthemum*, microspecies 443.
Chunnee (sugar-cane) 293, 310, 316.
Ciona intestinalis 394.
Circaea intermedia 451.
Cirsium acule 188, 190, 191, 192.
— — × *Erisithales* 196.
— — × *heterophyllum* 190, 196.
— — × *oleraceum* 195, 196.
— — × *palustre* 198.
— — × *rivulare* 198.
— — × *spinosissimum* 198.
— — × *tuberosum* 199.
— *alpestre* 189, 190, 191.
— *ambiguum* 189, 190.

- *arvense* 188.
 — — × *oleraceum* 199.
 — — × *palustre* 200.
 — *bulbosum* = *tuberosum* 188, 190, 191, 192, 193.
 — — × *oleraceum* 190, 191.
 — — × *palustre* 190, 191.
 — — var. *ramosum* 190, 191
 — *Braunii* 204.
 — *Candolleianum* 188.
 — [Sectio] *Cephalonoplos* 188.
 — *clatum* 189, 190.
 — [Sectio] *Epitrachys* 891.
 — — × *Eriolepis* 193.
 — — × *Pterocaulon* 193.
 — [Sectio] *Eriolepis* 189, 192 sq.
 — *criophorum* 189, 192.
 — — × *lanceolatum* 193, 200.
 — *Eristhales* 188.
 — — × *heterophyllum* 200.
 — — × *oleraceum* 200.
 — — × *palustre* 200.
 — — × *pannonicum* 200.
 — *Heerianum* 189, 190, 191.
 — *heterophyllum* 188, 189, 190, 191, 192.
 — — × *lanceolatum* 200.
 — — × *oleraceum* 200.
 — — × *palustre* 201.
 — — × *spinossissimum* 192, 195, 201.
 — *lanceolatum* 189.
 — — × *oleraceum* 202.
 — — × *palustre* 202.
 — *langerum* 189.
 — *medium* 188, 190, 191.
 — [Sectio] *Microcentron* 188, 189.
 — *oleraceum* 188.
 — — × *palustre* 202.
 — — × *rotundifolia* 195, 203.
 — — × *spinossissimum* 204.
 — — × *tuberosum* 204.
 — *pallens* 204.
 — *palustre* 189.
 — — × *rotundifolia* 195, 205.
 — — × *spinossissimum* 205.
 — — × *tuberosum* 205.
 — [Sectio] *Pterocaulon* 189.
 — — × *Microcentron* 193.
 — *ramosum* 189, 190, 191.
 — *rotundifolia* 188, 189, 190, 191, 192, 194.
 — — × *spinossissimum* 206.
 — — × *tuberosum* 206.
 — *spatulatum* 189.
 — *spinossissimum* 188.
 — *Thomasii* 188.
 — *tuberosum* = *bulbosum*.
 — — var. *ramosum* 206.
 — [Sectio] *Xanthopon* 188, 189.
 — — × *Cephalonoplos* 193.
 — — × *Microcentron* 193.
 — — × *Pterocaulon* 193.
 CLAUSEN a. GOODSPEED on *Nicotiana* 539 sq.
 CLAUSSEN on *Viola*-hybrids 423.
 CLEMENTS on *Calluna* a. *Erica* 440.
 CLUSIUS 222.
 COCKAYNE on New Zealand hybrids 284, 287, 365.
 COIX *agrestis* 318.
 COLLINS on *Zea* 318.
 COPPERBEECH, origin. 241 sq.
 CORRENS on Sex in *Lychnis* 529.
 Corriedale sheep 325—333, 471—486.
 COX on eye colour 68, 86.
Crepis setosa × *bicnnis* 171.
 — — × *capillaris* 170.
 Crossing over 420 sq.
 DARWIN on evolution 381 sq. letter to Dr. GILBERT.
 — pangene hypothesis 387.
 Darwin-tulips 115.
Datura stramonium 417 sq., bud-mutations 426 sq., mutations 273.
 DAVENPORT on eye colour 67, 68, 84, 86.
 DAVIS. *Oenothera neo-Lamarckiana* (Review) 171.
 DECAISNE 373.
 DE CANDOLLE 66, 67, 81, 83, 85.
 DE VRIES on copperbeeches 246, pangene hypothesis 387 sq., mutation theory 389 sq., 396 sq., on sex in phanerogamic flora 521.
 DIGBY, 537.
Digitalis grandiflora × *lutea* × *media* 187.
 DIXON on *Saxifraga* hybrids 500.
 DORL on copperbeeches 242.
Draba verna 372.
Drosera obovata = *longiflora* × *rotundifolia* 218 sq., 413 sq.
Drosophila 411, 421; cytology 273—286.
 DU ROY on copperbeeches 242.
 EAST on *Nicotiana rustica* × *paniculata* 442.
 Emereva (pea) × Johnson's Brit. Emp. 13.
 — × *Pois à brochettes* 13.
 EMERSON on *Zea mais*.
Erianthus japonicus 298, 296, 304, 310, 316.
 — *ravennae* 295, 296, 304, 310, 316.
 ERNST, on heterostylism in *Primula*, 549.
Eucalyptus 335.
Euchlaena mexicana 318.
 Eye colour, FRETS on — 65—86.
Fagus ferruginea 244.
 — *japonica* 244.
 — *Siboldi* 244.
 — *Sylvatica*, var. *sanguinea* 241 sq.
 FARMER a. DIGBY on *Polypodium Schneideri* 279.
 FIDJI (sugar-cane) 293.
 FOWL (domestic). Origin. 384
Fragaria, sex. 529.
 FRATEUR, on mendelian nature of sex. 103—110.
 FRETS on eye colour. 65—86
 FREYHOLD on peloria in *Lamium* 256, 263.
Funaria hygrometrica 443.
 GAIRDNER on *Campanula persicifolia* 542.
Gallus. Origin of domestic fowl 384.
 GALTON on eye colour 66, 67, 81, 86; on pangene hypothesis 387.
 GATES 119, 136.
 GARTNER 186, 194, 195.
 Gen-conception 399.
 GERASSIMOFF 308.
 GROUD on Alfalfa butterflies 412.
 Glagah Tabongo (*Saccharum*) 294, 297, 310 sq.
 Green german New Guinea (sugar cane) 293, 310.
 Groote grijze Reuzenpeul (Pea) 3, 31.
 GROSS on Eye colour 67, 68, 74, 80, 86.
 GROTH 133, 136.
 GUNNARSON on *Betula*-hybrids 334 sq., 488 sq.
 Haarsteegsche (Pea) 3, 31.
 HAGEDOORN on *Pisum* 349.
 HAMMERLUND on *Pisum* 49.
 HANSEN on eye colour 66.
 HARVEY 507.
 HAUSMANN on copperbeeches 241.
Hebe 367, — *leiophylla* × *salicifolia* 291 sq.
 HEILBORN on *Carex* 307.
Hemizonia congesta 549.
 Heterostylism in *Primula* 549
Hieracium 177, 212, — *excellens* 415.

- HILDEBRAND 212.
Hitam Rokan (sugar-cane) 295, 300, 308, 310, 314.
HOLFORD on Corriedale sheep 324 sq.
HUBERT 334.
HURST on eye colour 67, 74, 80, 84, 86.
Hyacinthus, DE MOLL on 111—118.
Hybridisation, haploid 404; — mendelian 404 sq., — non mendelian haploid 412 sq., sub-haploid 416 sq., super-haploid 422.
IKENO — Reversion of mutation in *Plantago* 431.
Imperata arundinacea 306, 310.
Inula salicina × *Vaillantii* = *semiamplexicaulis* 187.
Iris-hybrid, meiotic phenomena 282 sq.
Ischacum 318; — *anthrophoroides* 320; — *timorense* 321.
ISHIKAWA on double fertilization in *Oenothera* 424.
JÄGGI on copperbeech 241 sq.
JEFFREY A. HICKS on cytology of *Drosophila* 273-286.
JENNINGS on „unit characters” 518 sq.
JRSWIET on sugar-cane 294 sq.
JOHANNSEN 136.
Johnson's British empire (pea) 338.
— × *Belle de Châtenay* 340, 342, 350, 363.
— × *Pois à brochettes* 339, 344, 346, 362.
JONES 136.
JORDAN on microspecies 371 sq., 374.
KAMMERER 393 sq.; (review) 172.
KAPPERT on *Pisum* 324, 343, 353, 356.
Karyology of angiosperms 176.
Katha (sugar-cane) 310, 316.
KERNER 212, 222, 435.
KIRCHNER on copperbeech 242.
KNOLL on *Primula*-hybrids in *Arosa* 235—240.
KOOIMAN (reviews) 170—176, 336, 536—552, 553.
Krombekdoperwt (pea) 3, 31.
— × *lathyrusbloemige* ca-
pucyner 7, 23, 24, 25, 34, 57, 323.
KROON 88.
KUIPER on *Leporides* 471 sq.
KUWADA 312 sq., 318 sq.
Lahaina (sugar-cane) 293.
Lamium (SIRKS) 253—272; — *album* 256 sq.; *maculatum* 262.
LAMARCK 374 sq. — on evolution of dogs 380.
LATHOUWERS (review) 173.
Lathyrusbloemige capucyner (pea) 4, 31.
— × *groote grijze reuzenpeul* 7, 26, 33, 54 sq.
LENZ on eye-colour 67, 80.
Leporides 471 sq.
Leptospermum scoparium 367.
LIDFORS on *Rubus* 177.
Ligularia sibirica 446.
Linaria vulgaris 521.
Linkage in *Pisum* 323—324.
LINNAEUS on *Brassica oleracea* 370 sq., on species 369 sq., on varieties 370 sq.
LITTLE on Corriedale sheep 325 sq.
LJUNGDAHL on *Papaver* crosses 320, 415.
LLOYD PRAEGER on *Saxifraga* hybrids 499.
LOCK on *Pisum* 343.
LOEB 444.
Loethers (sugar-cane) 293, 310.
LOEW on copperbeech 242.
LONGLEY on *Rubus* 284.
LOTSY on *Cirsium* - a. *Primula*-hybrids in Switzerland 177—234; on Corriedale sheep 325—333, 475—486; on evolution by means of hybridisation 365—470; on GUNNARSON's *Betula*-monograph 334—336, 488 sq., on origin of copperbeech and southern copperbeech 241—252; on origin of new characters 517—520.
LOVE on *Triticum vulgare* × *turgidum* 540.
LUDI 221.
LUNDBORG on eye colour 67, 86.
LUTZE on copperbeech 241.
Lychnis (sex) 529.
MACDOUGAL 178.
MAEKAWA on transitions of sex in *Arisaema* 530.
MALPIGHI 507.
MALTHUS 385.
Mange tout tardif à cosse jaune (pea) 338.
— × *Pois géant sans parchemin* 29, 341, 344, 361.
— × *Pois sans parchemin* beurre 29.
— × *Pois sans parchemin* nain gris 29.
Mele sheep 418 sq.
Melicope simplex × *ternata* 288 sq.
— *Mantelli* 288.
MENDEL. NÄGELI on — 212; *Pisum* crosses 399.
Mentha hybrids 447.
Mesembryanthemum rhopalophyllum 441.
METZ on *Drosophila* 274.
MEUNISSIER on *Pisum* 349.
Mimicry 386.
MONNARD 187.
de Mol 111 sq.
MONTFORT A. HOOKER on *Calluna* a. *Erica* 440.
MORGAN 274, 421, 431; — on gen-conception 399.
MORGENTHALER on *Betula alba*.
MORITZ 381.
MUNRO FOX on *Ciona* 394.
MURBECK 177.
MURR 191.
Musa 308.
Mutation 389 sq., 393 sq., 396 sq.
MUTEL 263.
Myrtus Ralphii 367.
Nägeli on *Cirsium*, 177 sq., — on hybridisation 186 sq., — on *Primula* 182, 209 sq., — on species conception 180 sq.
Narcissus, DE MOLL on —, 111—118. — *Bari* 112, — *incomparabilis* 112, — *poeticus* × *pseudonarcissus* 112, *pseudonarcissus* 112.
Neo-Lamarckism 393 sq.
New Zealand, wild hybrids, 365 sq., 459 sq.
Nicotiana rustica × *paniculata* 442.
— *glutinosa* × *Tabacum* 539.
Nigritella × *Gymnadenia* 186.
NILSSON EHLE on *Triticum* hybrids 505 sq.
Nisus formativus 400.
NOHARA 29.
Nothofagus Catharinae 251, — *Cockayana* 251, — *fusca* × *cliffortioides* 241—252, — hybrids 365 sq.

- Nothopanax* 439.
Oenothera, double fertilization 424, — flowersize 119, — biennis 390.
 — *biennis* × *Nco-Lamarckiana* 172.
 — *franciscana* × *biennis* 171.
 — *Lamarckiana* 171, 273, 390 sq., 412, 416, 448.
 — *lata* 413, 416.
 — *muricata* 413.
 — *neo-Lamarckiana* 171 sq.
Opuntia versicolor, diversity 447.
Orchis latifolia × *incarnata* 194.
 Origin of cultivated plants, VAVILOV on — 175.
 OSTENFELD a. ROSENBERG on *Hieracium* 177.
 OTT on copperbeech 242.
 PAINTER on chromosome-number in man 552.
 PALLAS on hybridisation 384.
Papaver nudicaule × *striatocarpum* 415, 422.
Parathrophis apaca × *macrophylla* 290.
 PARSON a. LEE on eye-colour 66, 81, 86.
 PELLÉW a. SVERDRUP on *Pisum* 349 sq.
 PELORIA 254 sq.
Petunia nyctaginiflora × *violacea* 450.
 PEYRITSCH on peloria 257, 263.
Pinus contorta 386.
Pisum-crosses, MENDEL 399.
 WELLENSIEK 1—64, 337—364.
 — symbolization 533—535.
Phascolus vulgaris, seed-weight 119—169.
Plagiantus cymosus — *betulinus* × *divaricatus* 368.
Plantago, reversion of mutation 431.
 PLOUGH 50.
 Pois à brochettes 338.
 — à cosse jaune 4, 8, 31; id. × pois à cosse rouge 7, 19, 27, 43, 62; id. × pois à cosse violette 6, 19, 26, 38, 59.
 — à cosse rouge 4, 31.
 — à cosse violette 4, 31; id. × pois à cosse rouge 6, 19, 25, 60.
 — géant sans parchemin = groote grijze reuzenpeul 338.
 — turc 3, 8, 31. — cytology 11. — × groote grijze reuzenpeul 6, 10, 25, 32, 53.
 — × *Slierpeul* 6, 10, 27, 29, 33, 54.
Polygonum amphibium 377.
Polypodium Schneideri 279.
Potamogeton hybrids 447.
 Preformation 507 sq.
 PRIESTLY on *Calluna* a. *Erica* 440.
Primula 209 sq. —, enumeration of european species after WIDMER 213 sq., id. of hybrids 216 sq. — heterostylism 549.
Primula acaulis 183; — × *elator* 211, 217; — × *officinalis* 217.
 — *auricula* × *carniolica* 219; — × *Clusiana* 219; — × *integrifolia* 220, 235 sq.; — × *latifolia* 220; — × *oenensis* 220; — × *pedemontana* 220; — × *villosa* 220; — × *viscosa* 211, 220, 235 sq. — × *Wulfeniana* 222; — var. *Balbisi* × *spectabilis* 222; — id. × *tirolensis* 223.
 — *Berninae* 231.
 — *Caruelli* 223.
 — *calycina* × *integrifolia* 223; — × *viscosa* 223; — var. *longobarda* × *spectabilis* 223.
 — *Clusiana* × *minima* 223.
 — *digena* 223.
 — *elator* 182; — × *acaulis* 223; — × *officinalis* 210, 225.
 — *Escheri* 220, 550.
 — *Facchini* 232.
 — *farinosa* × *longiflora* 227.
 — *Floerkeana* 227.
 — *glutinosa* × *minima* 211, 227.
 — *Gobellii* 220.
 — *Heerii* 230.
 — *hirsuta* 220, 550.
 — *hortensis* 550.
 — *Huguenini* 228.
 — *integrifolia* × *glutinosa* 228; — × *latifolia* 212, 228; — × *viscosa* 212, 230.
 — *intermedia* 223.
 — *juribella* 233.
 — *Kewensis* = *floribunda* × *verticillata* 357.
 — *Kolbiana* 231.
 — *Kratkiana* 227.
 — *latifolia* × *oenensis* 231; — × *viscosa* 211, 231.
 — *malacoides* 549.
 — *media* 215.
 — *minima* × *oenensis* 232; — × *spectabilis* 232; — × *tirolensis* 233; — × *villosa* 233; — × *viscosa* 232; — × *Wulfeniana* 233.
 — *muricata* 228.
 — *obovata* 223.
 — *oenensis* × *viscosa* 233.
 — *officinalis* 182.
 — *Plantae* 233.
 — *pubescens* 222.
 — *pumila* 232.
 — *Sendtnerii* 220.
 — *Seriana* 233.
 — *sinensis* 549.
 — *Steinitz* 232.
 — *tirolensis* × *Wulfeniana* 233.
 — *variabilis* 217.
 — *venusta* 219.
 — *viscosa* 550.
 — *vochincensis* 233.
Proteus, KAMMERER on — 396.
 Protoplasm, rôle in inheritance. 453 sq.
Prunus virginiana 436.
Pulsatilla-hybrids 179.
Quercus-hybrids 178.
 KENNER on *O. Lamarckiana* 412.
 Reuzenboterpeul × *Pois à cosse rouge* 7, 20, 24, 26, 29, 44, 63.
 — × *Pois à cosse violette* 7, 19, 23, 26, 30, 39, 60.
Rhododendron ferrugineum × *hirsutum* 179, 446.
Rosa 177, 415, 536 sq.
 — *Sabini* 537 sq.
 — *Wilsoni* 537 sq.
 ROSENBERG on *Drosera* 281, 413; on *Hieracium* 414 sq.
Rubus 177, 284, 447.
 Ruckree II (sugar-cane) 293, 310, 316.
 Russia, Plantbreeding in — 175 sq.
 RUYLS 176.
 RUZICKA 173.
Saccharum, BREMER on. 293—322.
 — *arundinaceum* 295, 296, 302, 310, 315.
 — *ciliare* 295, 296, 304, 308, 310, 316.
 — *munja* 295, 296, 303, 310, 315.
 — *Narenga* 296, 305, 308, 310.
 — *officinale* × *spontanum* 310, 423.
 — *spontanum* 293 sq., 308 sq., 312 sq.

- Salix humilis* 436.
 SANDERS on monthly birth-rate 86—101.
Saponaria × *Gentiana*. Hybrid supposed by LINNÆUS 374.
 SAX on seedweight in *Phaseolus* 122, 128, 132, 133, 136.
Saxifraga aizoon 504; — *crenata* 499 sq.; — *cuneifolia* 499 sq.; — *dentata* 499; — *Donii* 499; — *elegans* 499 sq.; — *Geum* 499 sq.; id. × *umbrosa* 500 sq.; — *gracilis* 499 sq.; — *hirculus* 446; *hirsuta* 499; — *modesta* 499; — *polata* 499 sq.; — *serratifolia* 499; — *spathularis* 499; — *sphaeroides* 499; — *umbrosa* 499 sq.
 SCHAFFNER on sex in plants 530.
 SCHIMPER of xeromorphic structure in *Calluna* a. *Erica* 440.
 SCHNEIDER 334.
Schoenus nigricans × *ferrugineus* 448.
 SCHROETER on copperbeech 242.
 Sex in *Fragaria* 529; — in *Lychnis* 529; Mendelian nature of Sex 103—110; — in phanerogamic flora 521 sq.
 Sheep. LOTSÝ on Corriedale. 325—333.
 SHULL on blending inheritance 136; on sex in *Lychnis* 529.
 SIRKS on *Chrysanthemum leucanthemum* 443; on *Lamium* 253—272; on peloria 257 sq., 263; seedweight in gardenbean 119—169.
 Slierpeul (pea) 3, 31.
 SPENCER on sheep-crosses 480.
 Species-conception 369 sq.
 STEVENS on *Drosophila* 274.
 STRASSBURGER on Sex in *Lychnis* 530.
 Sugar-cane 293—322.
 Switzerland, wild hybrids 444 sq.
 SWOBODA on 7-years periods in inheritance of Cancer (review) 336.
 TÄCKHOLM on *Rosa* 177, 415, 537.
 TAHARA on *Chrysanthemum* 308.
 TALANOFF 175.
 Tananggé (sugar-cane) 294, 299, 310, 314.
 TEDIN on *Pisum* 359.
 — a. WELLENSIEK on symbolization in *Pisum* 533—535.
 THELLUNG on *Quercus* 178.
 THILO on Mele-sheep 484 sq.
 TISCHLER 308.
 TOWER on mimicry 386.
Tragopogon pratensis × *parvifolius* 374.
Triticum hybrids 505 sq., — *vulgare* × *turgidum* 450.
 TSCHERMAK on *Phaseolus* 120, 132, 136.
 — a. BLEIER on *Aegilops* × *Triticum* 540 sq.
Tulipa 111—118.
 — *australis*, *gallica*, *gesneriana*, *Grisebachiana*, *silvestris* 116.
 VALLEAU on sex in *Fragaria* 529.
 Varietates 370 sq.; — *levisimae* 370 sq.
 VAVILOV 175.
Veronica, sub-genus *Hebe* 367. — *Kirkii* 291.
 VILMORIN on *Pisum* 13, 29, 340, 344, 349.
Viola 177; — *tricolor* × *arvensis* 423.
 VIRCHOW on eye colour 70.
Vitis labrusca 436.
 VÖCHTING on peloria 257, 263.
 WAARDENBURG on eye-colour 67 sq., 73, 86.
 WAGNER on copperbeech 243.
 WALLACE 385.
 WEISMANN 515.
 WELLENSIEK on *Pisum*-crosses 1—64, 323; 337—364.
 WETTSTEIN on *Funaria hygrometrica* 443; on Moss-hybrids 429.
 WHITE on *Pisum* 349 sq, 353, 359.
 WIDMER (Frau CORRENS) on *Primula* 209.
 WINGE 411, 422; — on eye-colour 66, 67, 69, 74, 80, 81, 83, 84, 86.
 WINKLER 334.
 WOLDA 87 sq.
 WOLFF 508.
 Xenia in *Phaseolus* 120.
 Xeromorphic structure of *Calluna* and *Erica* 440 sq.
 YAMPOLSKY on preformation 507 sq., — on sex in phanerogamic flora 521 sq.
Zea mays 318, 412.
 Zuckerbse 3, 31; — × Slierpeul 6, 81, 28, 54.
 Zwaan en de Wiljes' Reuzenboterpeul 4, 8, 31.

IMPERIAL AGRICULTURAL RESEARCH
INSTITUTE LIBRARY
NEW DELHI.

Date of issue.	Date of issue.	Date of issue.
25-11-38		
7.7.47		
2.11.48		
28.12.66		